G. Baur
June 15. 95
Chicago

VERHANDLUNGEN

DER

PHYSIKALISCH-MEDICINISCHEN GESELLSCHAFT

ZU

WÜRZBURG.

N. F. XXIX. Band. Nr. 1.

(Jede Nummer ist auch als Separat-Ausgabe zu erhöhtem Preise zu beziehen.)

Inhalt:

UEBER DAS VERHALTEN DER CENTROSOMEN BEI DER BEFRUCHTUNG DES SEEIGEL-EIES

NEBST ALLGEMEINEN BEMERKUNGEN UEBER CENTROSOMEN UND VERWANDTES.

VON

PROF. DR. TH. BOVERI.

MIT 1 TEXT-ABBILDUNG.

WÜRZBURG.

VERLAG UND DRUCK DER STAHEL'SCHEN KGL. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCH- UND KUNSTHANDLUNG.

1895.

Sep.-Abdruck aus den Verhandlungen der Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Band XXIX.

Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies

nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes.

Von

PROF. Dr. TH. BOVERI.

I. Spezieller Teil.

Als *Fol* im Jahre 1891 für das Seeigel-Ei seine bekannte „Quadrille des centres“ (26) beschrieben hatte, mochte wohl der Anschein entstehen, als sei damit ein Gesetz gefunden, das sich für die Befruchtungsvorgänge im ganzen Tier- und Pflanzenreich als giltig erweisen müsse. War man doch damals allgemein zu der Ueberzeugung gelangt, dass die männliche und weibliche Sexualzelle nur verschiedene Differenzierungen ursprünglich ganz gleichartiger Gameten seien, für die eine Gleichwertigkeit aller essentieller Bestandteile anzunehmen sei; und hatte doch *E. van Beneden* (2) schon im Jahre 1884 für die Kerne des Eies und Spermatozoon eine solche — später überall bestätigte — vollkommene Gleichwertigkeit in überraschendster Weise nachgewiesen. Was konnte wohl näher liegen als die Annahme, dass auch jene anderen, neben Protoplasma und Kern als selbständige Bildungen unterscheidbaren Zellen-Organe: die Centrosomen, in dem neu entstehenden Organismus sich aus gleichwertigen Stücken von Vater und Mutter her kombinieren müssten? — So schien durch die *Fol*'sche Darstellung geradezu ein theoretisches Bedürfnis befriedigt zu werden und die Wirkung seiner Mitteilung war eine so rasche und mächtige, dass in Lehrbüchern, die sich die genaue Darstellung dieser Verhältnisse zur Aufgabe setzen, wie denen von *R. Bergh* und *Oscar Hertwig*, die anders lautenden Angaben anderer Forscher vollständig ignoriert werden.

Was meine eigene Stellung in dieser Sache, speziell mit Rücksicht auf das Seeigel-Ei, anlangt, so hatte ich im Jahr 1888 das Verhalten der Strahlenfiguren im lebenden Seeigel-Ei ziemlich genau verfolgt; eine kurze Beschreibung meiner Beobachtungen findet sich in meinem Aufsatz: Ueber partielle Befruchtung (9). Ich konnte die früheren Darstellungen dieser Vorgänge, besonders diejenige von *O. Hertwig* im Wesentlichen bestätigen, aber doch soweit vervollständigen, um zu dem Schluss zu gelangen, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel, die allerdings nur aus ihrer Strahlung zu erschliessen waren, ausschliesslich von einem dem Spermatozoon zugehörigen Centrosoma abzuleiten seien.

Zu dem gleichen Resultat hatten mich schon früher (1887) andere Erwägungen geführt. In dem fast ganz unbekannt gebliebenen Aufsatz: Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies, in welchem ich auf Grund meiner ein halbes Jahr früher mitgeteilten Resultate über die Befruchtung des Ascaris-Eies (7) die Bedeutung des Centrosoma in der Zelle erörterte und den ersten Versuch machte, die bei der Befruchtung auftretenden Strahlenfiguren aus dieser neuen Erkenntnis zu erklären, heisst es (pg. 158): „Ist es richtig, dass jedes Spermatozoon ein Centrosoma enthält, welches im Ei das Archoplasma um sich contrahiert, so muss bei der polyspermen Befruchtung jedes eingedrungene Spermatozoon einen Teil dieser Substanz für sich in Anspruch nehmen: es muss um jeden Spermakopf eine Strahlenfigur entstehen. Dies ist bekanntlich der Fall. Ist es weiterhin richtig, dass bei der normalen Befruchtung das Centrosoma des eingeführten Spermatozoons sich nach einer bestimmten Zeit in zwei solche Körperchen teilt, welche, indem sie sich von einander entfernen, die einfache Strahlung in eine doppelte überführen, so muss auch bei der polyspermen Befruchtung nach Ablauf der gleichen Zeit an Stelle jeder einfachen Strahlung eine doppelte vorhanden sein, also doppelt so viel Strahlensonnen als Spermatozoën eingedrungen sind. Auch diese Forderung scheint durch die Untersuchungen *Fol's* und der Brüder *Hertwig* vollkommen bestätigt zu werden. Gelangen zwei Spermakerne, jeder mit seiner Strahlung ausgestattet, zur Verschmelzung mit dem Eikern, so entsteht stets eine karyokinetische Figur mit vier Polen, während jeder nicht zur Copulation gelangende Spermatozoënkopf für sich allein eine zweipolige Figur, einen Spermaamphiaster

erzeugt. Diese Thatsachen scheinen mir die Möglichkeit, dass das Ei irgendwie an der Bildung der Spindelpole beteiligt sei, vollkommen auszuschliessen und nur die eine Annahme zu gestatten, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel durch Teilung eines vom Spermatozoon eingeführten Centralkörperchens ihre Entstehung nehmen."

Als daher im Jahre 1891 die *Fol*'sche Mitteilung erschien, war mir die Richtigkeit seiner Beschreibung keineswegs über allen Zweifel erhaben. Doch schien es mir unstatthaft, meine Bedenken zu äussern; denn die Angaben *Fol*'s beruhten auf Untersuchungsmethoden, die bis dahin nicht angewandt worden waren, sie lauteteten überdies so bestimmt und waren von einer Serie von Abbildungen begleitet, die eine andere Deutung als die gegebene auszuschliessen schienen. So nahm ich mir vor, durch eigene neue Untersuchungen ein sicheres Urteil zu gewinnen, hielt aber einstweilen das Gewicht der abnormen und pathologischen Befruchtungserscheinungen doch für gross genug, um 1892 in meinem, in *Merkel* und *Bonnet*'s „Ergebnissen" erschienenen Referat: Befruchtung an die Besprechung der Polyspermie nachstehende Folgerung anzuknüpfen (pag. 426): „Das Wichtige an den mitgeteilten Thatsachen (über die Vorgänge im polysperm befruchteten Seeigel-Ei) ist dies, dass dieselben keine Erscheinung enthalten, die man auf eine Beteiligung des Ei-Centrosoma an den geschilderten Entwicklungsprozessen beziehen könnte. Der Verlauf ist unter allen Umständen so, als träten nur die Spermacentrosomen in Aktion und es mag nun vielleicht begreiflich erscheinen, wie ich früher eben auf Grund dieser Thatsache die Ansicht aufstellen konnte, dass dem Seeigel-Ei ein Centrosoma fehle oder wenn vorhanden, nur als rudimentäres Organ zu betrachten sei. Auch heute halte ich diese letztere Anschauung trotz der von *Fol* aufgedeckten Vorgänge bei der normalen Befruchtung des Seeigel-Eies noch nicht für widerlegt. Denn es könnte sehr wohl die Beteiligung des Ei-Centrosoma an der Constituierung der Pol-Körperchen der ersten Furchungsspindel eine phylogenetische Reminiscenz sein, der eine physiologische Bedeutung nicht mehr innewohnt."

Ich habe nun im vorigen Sommer die Befruchtungsvorgänge im Seeigel-Ei von Neuem untersucht und zwar gemeinsam mit Herrn Dr. *R. Lautenbach*, der sich hauptsächlich um die Anfertigung der Schnitte verdient gemacht hat. Das Material, ver-

schiedene Serien von Echinus microtuberculatus verdanke ich meinem Freunde, Herrn Dr. *W. M. Wheeler* aus Chicago, der gelegentlich eines Aufenthalts an der zoologischen Station in Neapel die Freundlichkeit hatte, es für mich zu conservieren. Da *Fol* seine Untersuchungs-Methode nicht angegeben hat, blieb nichts übrig, als sonst bewährte Methoden anzuwenden, von denen sich die Härtung in Pikrin-Essigsäure als die beste erwies. Um die feineren Verhältnisse zu studieren, ist es unerlässlich, Schnitt-Serien anzufertigen, wie dies auch von *Fol* geschehen war. Da es bei der Unmöglichkeit, die Eier im Paraffin zu orientieren, notwendig ist, sehr viele zu schneiden, und wünschenswert, eine möglichst grosse Menge auf einmal unter das Messer zu bringen, wandte ich ein Verfahren an, das auch für andere ähnliche Zwecke brauchbar sein dürfte. Es wurde nämlich eine grosse Masse von Eiern in eine dünne Haut eingewickelt, wozu wir die abgeworfenen Epidermisfetzen von Cryptobranchus japonicus, von dem das hiesige Institut zwei lebende Exemplare besitzt, benutzten. In dieser Verpackung wurden die Eier allen weiteren Proceduren unterworfen.

Die Schnitte wurden fast ausschliesslich nach der *Heidenhain*'schen Eisen-Haematoxylin-Methode gefärbt. Dieses wertvolle Verfahren ergab weitaus die klarsten Bilder, wenn es auch für das Seeigel-Ei — auch nach Sublimathärtung — durchaus nicht das leistet, was *Heidenhain* an Wirbeltierzellen damit erreicht hat oder wenigstens erreicht haben will, nämlich eine spezifische Centrosomenfärbung. Im Protoplasma des Seeigel-Eies sind zahlreiche kleine Körnchen anscheinend verschiedener Art zerstreut, die auch in den günstigsten Fällen eine ebenso intensive Tinction bewahren, wie die Centrosomen; ja in denjenigen Stadien, wo die Centrosomen als Polkörperchen der Spindel zu grossen Kugeln aufgequollen sind, besitzen sie überhaupt gar keine Fähigkeit, den Farbstoff an sich zu binden, höchstens enthalten sie in grösserer oder geringerer Menge kleine Körnchen und Fädchen, die intensiv schwarz bleiben.

Wenn *Heidenhain* seine Methode als ein Spezificum zur Darstellung der Centrosomen ansieht, so muss hiebei freilich beachtet werden, dass er, wie aus seinem neuen grossen Werk (28) hervorgeht, unter Centrosoma etwas anderes versteht, als was ich mit diesem Terminus belegt habe und was auch von *Beneden* mit seiner Benennung „corpuscule central" bezeichnen wollte.

Ich werde im allgemeinen Teil diese Differenz der Bezeichnungsweise klar stellen und auf die Consequenzen des *Heidenhain*'schen Verfahrens hinweisen. Diese Erörterungen werden verständlicher werden, wenn ich ihnen die Resultate meiner Untersuchungen über das Seeigel-Ei voranstelle.

Dieselben lassen sich sehr kurz dahin zusammenfassen, dass von einem Ei-Centrosoma (ovocentre *Fol*'s) nicht das Geringste nachzuweisen war. Nur am Spermakern war das ja schon lange aus seiner Strahlung erschliessbare Centrosoma aufzufinden, welches durch Teilung die beiden Polkörperchen der ersten Furchungsspindel liefert. Der Prozess verläuft also in der Hauptsache so, wie ich ihn früher beschrieben habe.

Dieser gegenüber den neuen *Fol*'schen Angaben durchaus negative Befund könnte freilich gegen die detaillierte Darstellung eines so bewährten Beobachters nicht in's Gewicht fallen und würde auch mir selbst nicht zur Aeusserung eines Widerspruchs genügen, wenn es nicht zugleich möglich wäre, vieles an der *Fol*'schen Beschreibung als sicherlich irrtümlich nachzuweisen.

Ein erster Irrtum *Fol*'s, der sogleich gegen die Zuverlässigkeit seiner weiteren Angaben Bedenken erregen muss, betrifft die Lage des Centrosoma an dem eingedrungenen Spermakopf. *Fol* gibt an, dass man an Schnitten durch Eier, die 5 Minuten nach der Besamung abgetötet worden sind, bei günstiger Orientierung am Rand des Schnittes den Körper des Spermatozoon antrifft, noch wesentlich in der Form des freien Spermakopfes, mit der Spitze annähernd dem Eicentrum zugekehrt. Dies ist richtig; ich habe solche Präparate in grosser Zahl zur Verfügung; häufig zeigt sich noch auf diesem Stadium der Empfängnishügel, der auch in *Fol*'s Fig. 1 angedeutet zu sein scheint. Nun gibt aber *Fol* weiterhin an, dass er auf diesem Stadium der Spitze des färbbaren Kegels anhängend oder ein wenig nach Innen davon abgerückt ein kleines rundes Körperchen gefunden habe, von dem rings Strahlen ausgehen. Auch ist dieser Zustand in Fig. 1 deutlich abgebildet. Trotzdem muss ich mit Bestimmtheit behaupten, dass er nicht existiert. Das Centrosoma des Spermatozoon liegt nicht an der Spitze, sondern an der Basis des in Carmin färbbaren Kegels, wovon ich mich in einer grossen Zahl von Fällen überzeugen konnte. Wenn es mir auch nur an einigen besonders günstigen Präparaten gelang, bei Anwendung der

Heidenhain'schen Färbung, das Centrosoma selbst als ein winzig kleines intensiv schwarzes Körnchen in einigem Abstand von dem Chromatinkegel als Centrum der Strahlenfigur nachzuweisen, so fand ich doch auch sonst — was ja durchaus beweisend ist — die Strahlung ausnahmlos von der Basis des Kegels entspringen. Es war mir übrigens niemals möglich, auf dem oben erwähnten frühen Stadium, wo der Kopf eben erst eingedrungen ist und wie es der Fig. 1 von *Fol* entspricht, schon eine radiäre Protoplasmastruktur aufzufinden. Erst, wenn der Kopf sich zu drehen beginnt und seine Achse mit dem Eiradius etwa einen Winkel von 45° bildet, zeigen sich in meinen Präparaten die ersten Spuren der Strahlung, — wie gesagt stets an dem stumpfen Ende. *Fol*'s Abbildung muss also wohl auf einer Verkennung zufälliger Strukturen beruhen und erklärt sich vielleicht zum Teil aus der von ihm bei dieser Gelegenheit citierten Angabe *Platner*'s (43), wonach bei Schmetterlingen das Centrosoma der Spermatide an die Spitze des fertigen Spermakopfes zu liegen kommen soll. Freilich scheint nach den Ergebnissen *Henking's* (29, 30) auch diese Behauptung irrtümlich zu sein.

Nun hat allerdings in neuester Zeit *G. W. Field* (22) gerade für die Spermatozoën der Echinodermen wieder die Angabe gemacht, dass hier das Centrosoma die Spitze des Kopfes einnehme. Er beschreibt dasselbe für Echiniden als ein sehr kleines bei verschiedenen Arten zwischen 0,3—0,66 μ schwankendes Körperchen, das er durch besondere Farbenreaktionen nachweisen konnte. Er gibt an, dass es ihm möglich gewesen sei, dieses Körperchen von der Teilungsfigur, aus der die Spermatide entsteht, bis zu jener definitiven Lage an der Spitze des Spermatozoon-Kopfes zu verfolgen und so als Centrosoma zu erweisen. Mir fehlen über die freien Spermatozoën der Seeigel und über ihre Genese eigene Erfahrungen und ich kann also lediglich den schroffen Gegensatz zwischen den Beobachtungen *Field*'s und meinen Ergebnissen an dem in's Ei eingedrungenen Spermakopf constatieren. Doch möchte ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, dass das Centrosoma, wie es sich bei der Befruchtung aus der Region des „Mittelstücks" ablöst, ein so unmessbar kleines Körnchen ist, dass es nur in besonders günstigen Fällen und auch hier nur durch seine spezifische Umgebung: den hellen Hof und die Strahlung als solches bestimmt werden kann. Fehlen, wie in der Spermatide, diese Kennzeichen,

so halte ich es für nahezu unmöglich, das Centrosoma nachzuweisen, und so möchte ich bis zum Erscheinen der ausführlichen Arbeit *Field's* die Vermutung nicht völlig abweisen, dass das von ihm als Centrosoma beschriebene Körperchen doch vielleicht etwas anderes sein könnte.

Wie oben schon erwähnt, beginnt sich der Spermakopf alsbald nach seinem Eindringen zu drehen, und dieser Prozess, der ganz constant ist, endigt stets damit, dass das ursprüngliche Hinterende des Kopfes und damit auch das Centrosoma mit seiner Strahlung nunmehr dem Eicentrum zugekehrt ist. Diese Drehung, von welcher *Fol* höchst auffallender Weise gar nichts gesehen hat, lässt sich am besten in jenen nicht seltenen Fällen constatieren, wo der Spermakern bis nach erfolgter voller Umdrehung seine charakteristische Kegelform beibehält. In anderen Fällen quillt er schon während der Drehung auf zu einem meist länglich ellipsoiden von einem kleinen Flüssigkeitshof umgebenen körnig aussehenden Körper, an dessen einem Längsende das Centrosoma liegt. In diesem Stadium ist dann die Entscheidung, ob das Centrosom dem früheren vorderen oder hinteren Kernende anliegt. nicht mehr möglich; ja es können sogar einige stärkere Strahlen, die gegen den Spermakern hinziehen und wahrscheinlich die Aufgabe haben, denselben bei der centropetalen Wanderung des Centrosoma nachzuschleppen, leicht den Eindruck hervorrufen, als handle es sich hier um die frühere Spitze des Kopfes.

Bilder, wie *Fol* eines in Fig. 2 gibt, habe ich niemals gesehen. Dieses Bild und auch alle folgenden erwecken die Vermutung, dass die Conservierung seiner Präparate eine ungenügende gewesen sein muss. Mag auch das der Natur sehr wenig entsprechende Aussehen seiner Abbildungen zum Teil schlechter Zeichnung und der Rücksichtnahme auf das mangelhafte Reproduktionsverfahren zuzurechnen sein, so lässt doch das vollkommene Fehlen der Spermastrahlung auf Stadien (Fig. 2 u. 3 von *Fol*), wo dieselbe an lebenden und gut conservierten Eiern auf's Deutlichste erkennbar ist, nur auf einen mangelhaften Erhaltungszustand schliessen.

Das nächste Bild *Fol's* (Fig. 4), einem Stadium von 25 Minuten nach der Besamung entsprechend, zeigt den Spermakern in der Nähe des Eikerns angekommen; dem Spermocentre oppo-

niert findet sich am Eikern das Ovocentre, Kerne und Centrosomen liegen in einem weiten hellen Raum, von dem aus Strahlen, die auf den Eimittelpunkt centriert sind, in das körnige Plasma ausstrahlen. Wenn ich von dem „Ovocentre“, das ja meiner Beobachtung entgangen sein könnte, einstweilen absehe, so muss ich auch hier wieder behaupten: ein solcher Zustand existiert nicht im Seeigel-Ei. Zwar sieht man wohl im Leben einen helleren Hof im Umkreis der Kerne, allein dieser rührt nur daher, dass die hier angehäufte Substanz von den stärker lichtbrechenden Dotterkörnern relativ frei ist. Am gut conservierten Ei fehlt ein solcher Hof; bis an die Kerne heran reicht das körnige, von den Radien durchsetzte Protoplasma. Vollständig unrichtig ist es ferner, wenn *Fol* die Strahlen in allseitiger gleichmässiger Entwicklung gegen den Eikern gerichtet sein lässt. Strahlencentrum ist vielmehr nach wie vor ausschliesslich das Sperma-Centrosoma, hier laufen alle Strahlen zusammen, in dieser Sonne mehr oder weniger excentrisch liegt der Eikern.

Auch die Beschreibung, die *Fol* von der Vereinigung der beiden Kerne und von dem Verhalten des Spermocentre bei diesem Vorgang gibt, weicht durchaus von meinen Erfahrungen ab. *Fol* vergleicht den Spermakern einem Luftballon, der mit seiner Gondel — dem Centrosoma — voraus sich auf die Erde — den Eikern — niedersenkt. Dann soll der Kern zur Seite weichen und mit dem Eikern verschmelzen; das Sperma-Centrosoma liegt nun dem ersten Furchungskern an. Nach meinen Beobachtungen geht der Vereinigung der beiden Kerne die Teilung des Sperma-Centrosoma voraus. Schon wenn der Spermakern noch um seinen eigenen Durchmesser vom Eikern absteht, sieht man die Stelle, in welcher die Strahlen sich vereinigen, zu einer bisquitförmigen Figur gestreckt, deren Längsachse auf der Verbindungslinie der beiden Kerne senkrecht steht. Die Strahlen convergieren hauptsächlich nach den angeschwollenen Enden der Hantel, einzelne mehr verschwommene und unregelmässige aber treffen auch auf das Verbindungsstück. Es ist dies der Beginn jenes Stadiums der „Strahlenverwirrung“, wie ich es früher nach Beobachtungen an lebenden Eiern beschrieben habe. Nur in einzelnen Fällen konnte ich in jedem der beiden neuen Strahlenmittelpunkte ein kleines intensiv schwarzes Körperchen, wohl die

beiden Teilstücke des Sperma-Centrosoma wahrnehmen. Während nun die Verbindungsbrücke zwischen den beiden neuen Radiensystemen schwächer wird, rückt der Spermakern an den Eikern heran und tritt schliesslich, zwischen den beiden Centren hindurchwandernd, mit diesem in Verbindung [1]).

Die beiden Strahlencentra schieben sich nun dem ersten Furchungskern entlang auseinander, bis sie an entgegengesetzte Seiten desselben zu liegen kommen. Schon an Eiern, die 30 Minuten nach der Besamung abgetötet sind, können sie hier angelangt sein. Distinkte Centrosomen darin nachzuweisen, war mir jedoch auf diesem Stadium nicht mehr möglich. Die gewöhnliche Stellung der Centren zum Furchungskern ist die, dass die der Kernmembran angeschmiegten Spermachromosomen die Mitte zwischen beiden einnehmen. Dies erklärt sich leicht aus dem Vorausgehenden. Doch trifft man auch nicht selten andere Lagebeziehungen; es kann, um nur den extremsten Fall zu nennen, das eine Centrum dem Sperma-Anteil des Furchungskerns anliegen, das andere auf der entgegengesetzten Seite.

Die beiden Körperchen, welche *Fol* in Fig. 5 abbildet, und welche das Ovo- und Spermocentre, beide noch ungeteilt, darstellen sollen, könnten sonach, auch der Zeit nach, die Abkömmlinge des Sperma-Centrosoma sein. Nur wäre auch unter dieser Voraussetzung das Bild insofern wieder unrichtig, als es eine gleichmässige Strahlensonne im Umkreis des Furchungskernes aufweist, während die Strahlen thatsächlich auf die beiden Kernpole centriert sind und bis an dieselben heranreichen.

Mit dem oben genannten Stadium sind meiner Meinung nach die definitiven Pole der ersten Furchungsspindel hergestellt, es folgt nun jene 30—35 Minuten währende Periode, in der die Strahlung zunächst an Intensität sehr stark abnimmt, bis sie schliesslich, wenn der Kern mit seiner Vorbereitung zur Teilung fertig geworden ist, von neuem wieder mächtig wird, worauf in bekannter Weise die karyokinetische Figur entsteht.

---

[1]) Ich mache darauf aufmerksam, dass die Bilder, unter denen sich dieser Prozess vollzieht, sich schon bei *O.* und *R. Hertwig* (34) auf Tafel VI in Fig. 13a, b dargestellt finden. Auch Fig. 12 gehört hieher; nur ist hier das Centrosoma vom Spermakern vorzeitig abgerückt, hat sich dem Eikern angeschmiegt und hier geteilt: ein etwas abnormer Fall, der an die von mir beschriebene „partielle Befruchtung“ (9) erinnert.

In diese Zeit relativer Ruhe fällt nach *Fol* der wichtige Prozess der Centren-Quadrille. Ei- und Sperma-Centrosoma teilen sich und gruppieren sich um zu zwei neuen Centren, die nun erst die Pole der Furchungsspindel darstellen.

Diesen Vorgang illustriert *Fol* durch 3 Bilder: Fig. 6, 7 und 8, die ich nun mit meinen gleichalterigen zusammenstellen und auf ihren Wert prüfen will. Das wichtigste und beweisendste Bild *Fol*'s ist meiner Meinung nach das der Fig. 6, das die beiden Centrosomen gerade in Teilung auf dem Hantelstadium zeigt. Dieses Bild findet sich nach *Fol* noch etwa 40–45 Minuten nach der Besamung. Ich habe gegen dasselbe zwei Einwände zu erheben; einmal den gleichen, den ich schon gegen die vorhergehenden Bilder namhaft gemacht habe, dass nämlich eine allseitige auf den Eimittelpunkt centrierte Strahlung, wie sie *Fol* zeichnet, nicht existiert. Man kann wohl Schnitte bekommen, wo alle Strahlen auf die Mitte des ersten Furchungskernes gerichtet zu sein scheinen. Dies tritt ein, wenn die Centren bereits an opponierten Kernpolen liegen und der Schnitt den Kern nach dem zugehörigen Aequator durchschnitten hat. Dann projicieren sich die von den Polen gegen den Aequator ausstrahlenden Fädchen so, dass sie das Kerncentrum zum Mittelpunkt zu haben scheinen. Aber es ist klar, dass ein solcher Schnitt keine Centrosomen enthalten kann, und die *Fol*'schen hantelförmigen Körperchen könnten also nur zufällige bedeutungslose Strukturen sein. Sieht man aber auch davon ab, so ist das Bild trotzdem mit meinen Resultaten durchaus nicht in Uebereinstimmung zu bringen. Denn, wie oben berichtet, teilt sich das Sperma-Centrosoma schon 20—25 Minuten nach der Besamung, vor der Entstehung des ersten Furchungskerns; 30—35 Minuten nach der Besamung findet man seine Abkömmlinge bereits an entgegengesetzten Seiten des Furchungskerns. Das Ding also, was *Fol* auf einem Stadium von 40—45 Minuten als sich teilendes Sperma-Centrosoma abbildet, kann unmöglich ein solches sein, und damit verlieren natürlich auch die Angaben über das „Ovocentre“ jeglichen Anspruch, als sicher gestellte Thatsachen betrachtet zu werden.

Ich könnte daraufhin wohl den Wert der folgenden Figuren *Fol*'s ununtersucht lassen. Doch möchte ich darauf aufmerksam machen, dass Fig. 7, welches die Quadrille gerade in einem

mittleren Stadium darstellen soll, vielleicht von einem disperm befruchteten Ei stammen könnte, in welchem Fall ja bekanntlich 4 zu den Ecken eines Quadrats oder Tetraëders um den Kern gruppierte Centrosomen auftreten. Ich setze diese Vermutung hieher, weil sich *Fol*, seiner eigenen Angabe nach, gegen Täuschungen, die durch Eindringen mehrerer Spermatozoën entstehen können, gar nicht zu schützen wusste, obgleich es meiner Meinung nach sehr leicht ist, solche Täuschungen auszuschliessen. Man braucht nur dafür Sorge zu tragen, dass man alle Schnitte, in die ein Ei zerlegt worden ist, neben einander hat, um an der Zahl der Spermakerne, die ja auf dem in Rede stehenden Stadium auch in dem einheitlichen Furchungskern noch nachweisbar sind, feststellen zu können, ob eine normale Befruchtung stattgefunden hat oder nicht. *Fol* dagegen gibt ausdrücklich an, dass er an seinen Schnitten durchaus nicht sagen könne, ob er einen normalen oder abnormen Fall vor sich hat und dass bei der Entscheidung hierüber die relative Häufigkeit der Bilder in einem Präparat sein einziger Führer sei.

Ehe ich nun auf die letzten Abbildungen *Fol's* eingehe, möchte ich zuvor meine eigenen Erfahrungen über diese letzte, der Spindelbildung vorangehende Entwicklungsperiode mitteilen. Ich habe oben erwähnt, dass ich die Abkömmlinge des Sperma-Centrosoma von dem Stadium an, wo sie auseinandergerückt waren, nicht mehr nachweisen konnte. Ich vermochte die Centren nur noch durch die Richtung der Radien zu bestimmen, die jederseits in eine ziemlich dichte, daher stark färbbare granulierte Masse zusammenlaufen. Die Centrosomen selbst müssen, nach der Richtung der Strahlen zu urteilen, der Kernmembran sehr nahe anliegen. Hiedurch sowohl, wie auch durch reichlich vorhandene intensiv schwarz gefärbte Körnchen wird es — wenigstens an meinen Präparaten — unmöglich, sie zu bestimmen, wenn man wohl auch manchmal geneigt wäre, ein günstig gelegenes Korn dafür anzusprechen. Wenn nun, ungefähr eine Stunde nach der Besamung, die Strahlung wieder mächtig zu werden anfängt, ist das Bild ein ganz anderes als vorher. Die beiden Strahlensonnen, die, wie *Fol* schon richtig bemerkt hat, nun ein ganz anderes, viel regelmässigeres Gepräge aufweisen, als die früheren Radiensysteme, lassen in ihrem Centrum grosse kugelige Centrosomen erkennen, relativ grösser noch als diejenigen, welche in meinen Zeichnungen Fig. 40—42 des Ascaris-Eies zu

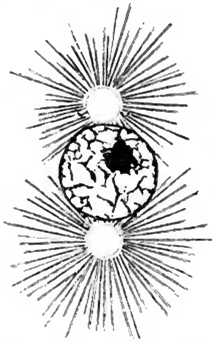
sehen sind, und ungefähr den Raum einnehmend, den *Fol* in Fig. 10 als leeren Fleck zeichnet. Nur sind dieselben vollkommen kugelig. Gegen die umgebende Zone, aus welcher die Strahlen entspringen, sind die Centrosomen nur schwach abgegrenzt und auch in ihrem Gefüge und ihrer Färbbarkeit nur wenig unterschieden. Sehr deutlich treten sie nur dann hervor, wenn sie, wie es an sehr vielen meiner Eisen-Haematoxylin-Präparate, besonders von der fertigen Spindel, der Fall ist, dicht von schwarzen Körnchen und Fädchen durchsetzt sind, die sich in ihrer Anordnung am ehesten mit einem Kerngerüst vergleichen lassen. Die gewaltige Grössenzunahme der Centrosomen, die sich aus dem Gesagten ergibt, stimmt auffallend mit meinen früheren Beobachtungen an Ascaris megalocephala überein. Man vergleiche z. B. Fig. 34 mit Fig. 41 auf Tafel II in Heft 2 der „Zellenstudien".

Ich kann demnach die beiden winzigen Körperchen, die *Fol* in Fig. 10 als Centrosomen der ersten Furchungsspindel abbildet, nicht als solche gelten lassen, sondern nur als Centrosomen-Einschlüsse, denen ich übrigens auch nicht den Wert von constanten Bildungen zuschreiben kann. Mir wenigstens sind Bilder, wo das grosse blasse Controsoma ein einziges centrales Korn enthält, nicht begegnet. Die oben erwähnten intensiv färbbaren körnig-fädigen Einschlüsse mögen wohl einmal so schwach entwickelt sein, dass nur einige wenige oder vielleicht gar nur ein einziges existiert, aber in ihrer ganz variabeln Lage und Zahl und besonders im Vergleich mit jenen Bildern, wo sie ganz fehlen oder umgekehrt das ganze Centrosom durchsetzen, kann ich sie nur als nebensächliche Strukturen anerkennen.

Das Gleiche gilt für *Fol's* Fig. 9, in welcher die noch unverschmolzenen männlichen und weiblichen Halb-Centren eines jeden Poles dargestellt sein sollen. Ich will natürlich nicht in Abrede stellen, dass einmal Schnitte vorkommen können, auf denen man in dem grossen kugeligen Centrosoma, das übrigens nie die Abplattung des von *Fol* gezeichneten hellen Fleckes besitzt[1]), zwei solche Körperchen vorfindet; allein constante Bildungen sind sie jedenfalls nicht.

[1]) Eine solche Abplattung tritt erst während der Metakinese ein, und es wäre nach der ziemlich deutlich zweireihigen Anordnung der sehr schlecht gezeichneten Chromosomen in *Fol's* Fig. 9 gar nicht unmöglich, dass dieses angeblich der fertigen Spindel vorausgehende Stadium der Metakinese angehört.

Ich möchte schliesslich noch erwähnen, dass ich einige Präparate besitze, an denen ich einem Beschauer, der genügend guten Willen mitbringt, die Centren-Quadrille demonstrieren könnte, und zwar speziell ein Stadium zwischen den *Fol*'schen Fig. 7 und 8, jedoch mehr der letzteren Figur entsprechend. Ein solches Präparat ist in nebenstehender Figur wiedergegeben. Man sieht einen Durchschnitt durch den ersten Furchungskern und in diesem noch die dicht zusammengedrängten Sperma-Chromosomen. An gegenüberliegenden Seiten des Kerns finden sich die späteren Spindelpole in Gestalt schwer abzugrenzender blasser Kugeln von bereits schön ausgebildeter Strahlensonne umgeben. Da, wo die Strahlen entspringen, zeigt jedes System ziemlich symmetrisch in entsprechenden Abständen von der Kernmembran intensiv schwarze Körnchen, bezw. Körnchengruppen, die nach Lage, Grösse und auch in ihrer Form wohl den *Fol*'schen Halb-Centren entsprechen könnten, wenigstens an dem oberen Pol. An der rechten Seite dieses Poles sieht man 2 Körnchen, die durch ein dünnes gebogenes Verbindungsstück zu einer Art Hantel vereinigt sind. Auch *Fol* beschreibt seine Halb-Centren als gekrümmte Stäbchen, die hantelförmig abgeteilt sein können. Auf der linken Seite des oberen Poles ist das Bild ähnlich; man erkennt ein gekrümmtes Stäbchen, das nicht genau in der Ebene des Schnittes liegt, und mit diesem ist durch ein sehr feines schwarzes Fädchen ein ganz kleines Körnchen verbunden. Ich habe nun gerade dieses Präparat ausgewählt, weil es mit der anscheinenden Regelmässigkeit an dem eben betrachteten Pol eine ganz regellose Anordnung der Körnchen an dem anderen verbindet. Hier fällt vor allem rechts ein langes stabförmiges Stück auf, links liegen drei grössere wohl kugelige Körnchen, neben diesen noch ein kleineres, und solche nicht genauer in ihrer Form zu bestimmende sind auch der Kernmembran angeschmiegt.



Dass dies nun nur nebensächliche Dinge und jedenfalls keine Centrosomen sind, dürfte erstens schon aus dieser ge-

naueren Analyse hervorgehen. Dazu kommt noch, dass es sich durchaus nicht etwa um jederzeit zwei symmetrisch gelagerte Gruppen von Körnchen handelt, wie es auf einem dünnen Schnitt aussehen kann, vielmehr ist der Pol in dem bezeichneten Bereich von einem ganzen Kranz solcher Bildungen in der variabelsten Weise umstellt. Endlich aber sind diese Körnchen ja gar keine „Centren", sie bilden gar nicht das Centrum der Strahlung, sondern dieses wird von einem grossen blassen kugeligen Körper gebildet, der eben das Centrosoma sein muss.

Ich glaube auf Grund dieser Ergebnisse zu dem Schluss berechtigt zu sein, dass die *Fol*'sche „Quadrille" ein Irrtum war, der auf ungenügende Conservierung der Präparate und auf unrichtige Schätzung zufälliger Strukturen zurückzuführen sein dürfte. Man wird diesem Urteil vielleicht die Bestimmtheit der *Fol*'schen Beschreibung und vor allem die Klarheit seiner Zeichnungen entgegenhalten. Dazu möchte ich bemerken, dass mir an *Fol*'s Darstellung nunmehr Einiges auffällt, wonach mir die Sicherheit, mit der seine Resultate, wenn man sie zum ersten Male liest, gewonnen zu sein scheinen, doch nicht mehr so gross vorkommt. Wenn die *Fol*'schen Centrosomen regelmässige Bildungen wären, die in bestimmter Zahl vorhanden in jedem Stadium die ihnen zugeschriebene gesetzmässige Lage besässen und so schön isoliert in einer hellen Zone lägen, dann müssten sie sich mit unseren Schneide- und Färbemitteln an jedem Präparat und bei jeder Schnittrichtung nachweisen lassen. Das ist jedoch, wie *Fol* hervorhebt, nicht der Fall; es waren vielmehr besonders ausgewählte Präparate, auf die er seine Beschreibung gründete, und ich glaube nun eben, es waren solche, wo zufällige Körnchen gerade die theoretisch postulierte Lage aufwiesen. Sodann findet *Fol* manchmal anstatt der 4 Halb-Centren 8, die selbst schon wieder hantelförmig gegliedert sein können. *Fol* meint, dass solche Fälle auf Polyspermie zurückzuführen seien, und es ist klar: nach seiner Darstellung der normalen Prozesse müssten in einem Fall mit 8 Halb-Centren 3 Spermatozoën in Aktion getreten sein; 6 Halb-Centren würden von den Spermaköpfen, die beiden übrigen aus dem Ei stammen. Nun ist ja auf einem Stadium, wie es hier in Betracht kommt, nichts leichter als einem Ei noch anzusehen, wie viele Spermakerne vorhanden, bezw. mit dem Eikern verschmolzen sind, und nichts könnte einem Forscher erwünschter sein, als solche Fälle zu

besitzen, die das schönste Zeugnis für die Richtigkeit des beim normalen Verlauf Gesehenen liefern müssten. *Fol* dagegen hat, wie er angibt, derartige Abnormitäten absichtlich bei Seite geschoben. Er berichtet schliesslich noch, dass er einmal in einem Pol einer in Entstehung begriffenen normalen zweipoligen Furchungsspindel statt zweier vier Centrosomen gefunden habe und dass er diesen Fall auf einen jener erwähnten mit 8 Halbcentren glaube zurückführen zu müssen. Da er nun aber die 8 Halbcentren durch Polyspermie erklärt und da in allen Fällen von Polyspermie Teilungsfiguren mit mindestens vier Polen entstehen, so liegt hier ein Widerspruch, der bei einem Forscher wie *Fol* kaum zu begreifen ist. Und die vier Centren im Pol eines Amphiasters bleiben also als gänzlich unerklärt bestehen, — oder sie zeigen eben schon, wie ich glaube, dass diese angeblichen Centrosomen ganz variable und gleichgültige Dinge sind.

Wende ich mich nun von dieser speziellen Beurteilung der *Fol*'schen Abhandlung zu einer allgemeinen Betrachtung des Problems und der über dasselbe beigebrachten Thatsachen, so ist vor allem hervorzuheben, dass, ausser *Fol* für das Seeigel-Ei, noch zwei andere Autoren eine Centren-Quadrille beschrieben haben, *Guignard* (27) für Pflanzen, *Conklin* (19) für Crepidula, eine Schnecke aus der Ordnung der Prosobranchia. So stehen wir also vor dem sonderbaren Sachverhalt, dass zweimal für ganz verschiedene Organismen ein Vorgang beschrieben ist, der für das Objekt, an welchem er angeblich entdeckt wurde, nicht gelten soll. Unmöglich ist dies ja keineswegs, und neue Untersuchungen werden hierüber Licht bringen. Doch dürfte schon jetzt eine etwas eingehendere Erörterung der ganzen Frage nicht ohne Nutzen sein.

Zunächst betone ich, dass, wenn ich auch nicht im Stande war, im reifen Seeigel-Ei von einem Ei-Centrosoma etwas nachzuweisen, ich damit durchaus nicht das Fehlen eines solchen behaupten will. Im Gegenteil: die experimentellen Untersuchungen von *O.* und *R. Hertwig* (34), besonders aber die Versuche von *R. Hertwig* (35) über Einwirkung von Strychnin auf unbe-

fruchtete Eier, wodurch dieser Forscher einen mehr oder minder vollkommenen Teilungsvorgang auslösen konnte, scheinen mir den Beweis zu liefern, dass das Centrosoma, welches dem Ei von der zweiten Richtungsspindel her zukommt, für's Erste bestehen bleibt und, wenn auch nur unter abnormen Bedingungen zu einer gewissen Thätigkeit gebracht werden kann. Freilich machen die Versuche *R. Hertwig*'s den Eindruck, als handle es sich dabei nur um die letzte Kraftanstrengung eines dem Untergang verfallenen Organs. In dieser Hinsicht sind besonders die Variationen, die die *Hertwig*'schen Versuche ergaben, von Interesse; in gewissen Fällen kam es zu einer Zweiteilung des Eies, in anderen nur zu einer Kernteilung, in wieder anderen nicht einmal zu dieser. Diese allmählichen Abstufungen, die auf eine verschieden starke Kraft des Centrosoma deuten, möchte ich so erklären, dass dieses Organ des Eies in einer allmählichen Degeneration begriffen ist, die vermutlich umso weiter vorgeschritten ist, eine je längere Zeit schon seit der Richtungskörperbildung verflossen ist. Es wäre von Wichtigkeit, die *Hertwig*'schen Versuche mit Rücksicht auf diesen Punkt zu wiederholen, indem man die Eier verschiedene Zeit über im Wasser liegen lässt und dann erst der Strychninwirkung aussetzt.

Immerhin muss auf grund dieser Thatsachen und besonders nach den Angaben, die *Guignard* und *Conklin* für andere Objekte gemacht haben, die Möglichkeit offen gehalten werden, dass auch im Seeigel-Ei dieses Ei-Centrosoma in einer mit meinen Hilfsmitteln nicht erkennbaren Weise an dem Aufbau der Polkörperchen der ersten Furchungsspindel Anteil nimmt, und wenn ich für meine Person eine solche Beteiligung für höchst unwahrscheinlich, ja ich möchte geradezu sagen, für ausgeschlossen halte, so bestimmt mich dazu neben dem negativen Ergebnis meiner Untersuchungen noch eine Anzahl anderer Gründe, die ich im Folgenden znsammenstellen will.

Nach den 3 Autoren, welche Ei- und Sperma-Centrosoma als gleichwertig sich an dem Aufbau der karyokinetischen Figur beteiligen lassen (*Fol*, *Guignard* und *Conklin*) geschieht dies in der Form der sog. Quadrille. Es ist meines Wissens noch nirgends darauf aufmerksam gemacht worden, was dieser Vorgang für complicierte Kräftewirkungen voraussetzt und wie sinnlos diese Complication eigentlich ist. Der Effekt ist ein äusserst einfacher: die Polkörperchen der ersten Spindel sind

aus männlicher und weiblicher Centrosomensubstanz combiniert. Was möchte, um diesen Zustand zu erreichen, naturgemässer scheinen, als dass das Ei- und Sperma-Centrosoma sich direkt vereinigen und dass dann dieses Verschmelzungsprodukt sich teilt? Eine einfache anziehende Wirkung irgend welcher Art oder eine Kraft, welche die beiden Centrosomen auf den gleichen Punkt der Zelle zusammentreibt, und im Uebrigen die bei jeder Zellteilung wirksamen Kräfte würden genügen, um dies zu erreichen. Statt dessen sollen sich, wenigstens nach *Fol* und *Conklin*, die beiden Centrosomen zunächst an entgegengesetzter Seite des Kerns oder der Kerne einstellen. Nach *Fol*'s Darstellung könnte man glauben, diese gesetzmässige Anfangssteilung werde durch gewisse „organische Achsen“ des Eies und die Orientierung des Spermakopfes zu diesen bedingt. Das ist jedoch keineswegs der Fall. Ich habe darauf schon früher (13) in Kürze aufmerksam gemacht; jetzt steht mir ein Präparat zur Verfügung, welches in dieser Frage von besonderer Wichtigkeit ist. Es handelt sich um ein Seeigel-Ei, das schon während der Richtungskörperbildung befruchtet worden war. Die Orientierung des Eies beim Schneiden war eine so glückliche, dass der Schnitt, welcher das Ei nach dem grössten Kreis getroffen hat, den ersten Richtungskörper enthält, sodann die zweite Richtungsspindel der Länge nach getroffen, nahezu radial gestellt, und in dem gleichen Durchmesser auf der entgegengesetzten Seite den fast völlig gedrehten Spermakern noch kegelförmig, also mit der Basis nach Innen gerichtet und davor das Sperma-Centrosoma von deutlicher Strahlensonne umgeben. Hier müssten also im weiteren Verlauf Ei- und Sperma-Centrosoma gerade auf einander stossen und wenn sie sich daraufhin doch noch an entgegengesetzten Seiten des Kerns aufstellen sollen, so müssten besondere Kräfte da sein, die dies bewirken. Auch bei Crepidula treffen nach *Conklin* die beiden Strahlensysteme zuerst auf einander, um sich dann wieder von einander zu entfernen.

Viel compliciertere Mechanismen erfordert nun der weitere Verlauf. Ei- und Sperma-Centrosoma sollen sich teilen und je ein männliches und ein weibliches Halbcentrum mit einander verschmelzen. Dieser Vorgang spielt sich nach *Fol* und *Conklin* in e i n e r Ebene ab; in dieser Ebene teilen sich die Centrosomen, in dieser Ebene wandern sie und treffen sie sich. Was müssten

in dem allseitig gleichwertig strukturierten Seeigel-Ei für Kräfte bestehen, um dieses Spiel, dieses Fliehen und Treffen in einer Ebene zu bewirken?

Man hat, wie mir scheint, die Centren-Quadrille *Fol*'s besonders deshalb so freudig begrüsst, weil sie das Verhalten der Centrosomen in fast völlige Parallele setzt mit dem der Chromosomen. Wie hier männliche und weibliche Elemente selbständig bleiben, sich teilen und in ihren Hälften auf zwei Pole verteilt werden, so sollte es nach *Fol* nun auch für die Centrosomen von Ei- und Samenzelle sein. Allein es besteht hier der wichtige Unterschied, dass wir für die Chromosomen genau die Mittel kennen, durch die ihre Hälften jene gesetzmässige Verteilung erleiden, wogegen es für die Centrosomen vorläufig gänzlich unerklärt bliebe, wie sie, die späteren Centren des die Chromosomen bewegenden Apparates, zuerst selbst zu einer ganz gleichen Bewegung gebracht werden sollen.

Viel energischer aber als diese allgemeinen Erwägungen spricht gegen eine Aktivität des Ei-Centrosoma, wenigstens im Seeigel-Ei, eine andere Art der Betrachtung. Ich bemerke, dass ich mich hiebei, wie bisher, immer noch auf den Standpunkt stelle, dass zwar die *Fol*'schen Angaben durch meine oben mitgeteilten Untersuchungen widerlegt sind, dass aber eine Beteiligung des Ei-Centrosoma an der Constituierung der Polkörperchen in irgend einer anderen Weise doch noch nicht ausgeschlossen werden darf. Zunächst ist die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, dass vielleicht Ei- und Sperma-Centrosoma direkt verschmelzen könnten. Die oben mitgeteilten Thatsachen nötigen jedoch, diesen Gedanken sofort wieder aufzugeben. Abgesehen davon, dass das Sperma-Centrosoma von jeder Seite herkommen kann und also im Allgemeinen nicht auf die Stelle treffen wird, wo das Ei-Centrosoma dem Eikern anliegt, teilt es sich ja schon, wenn es vom Eikern noch ziemlich weit absteht, und also jedenfalls früher als es mit dem Ei-Centrosoma verschmolzen sein könnte. Es bleibt hier also doch nur noch übrig, dass sich das Ei-Centrosoma selbständig teilt und dass dann in ähnlicher Weise, wie *Fol* es sich dachte, erst die Abkömmlinge von beiden sich paarweise vereinigen. Hier frage ich aber: warum sollte man denn davon nichts sehen? Wenn die Teilung des Sperma-Centrosoma und die Wanderung seiner Teilstücke mit

grösserer oder geringerer Deutlichkeit an jedem Präparat zu sehen oder wenigstens aus der Stellung der Radiensysteme zu erschliessen ist, warum sieht man nichts von dem Ei-Centrosoma oder von seinen Wirkungen, wenn dieses sich ganz gleichartig verhalten soll? Wo zwei durch Teilung entstandene Centrosomen auseinanderrücken, da scheint dies fast überall unter Entwickelung auf dieselben centrierter Radiensysteme oder wenigstens eines spezifischen Substanzhofes zu geschehen, den ich Archoplasma genannt habe. Bei der Teilung des Sperma-Centrosoma im Ei verhält es sich ja gleichfalls so. Warum sollten diese Erscheinungen am Ei-Centrosoma fehlen? Zum mindesten also kann von einer Gleichwertigkeit des Eimit dem Sperma-Centrosoma nicht im Entferntesten die Rede sein.

Die Richtigkeit dieses letzteren Satzes erhellt aber am allerbesten aus den Erscheinungen der Polyspermie, die mir, wie ich schon öfter betont habe, für diese Frage den Wert höchst wertvoller Experimente zu besitzen scheinen. *Fol* hat die Teilstücke des Sperma-Centrosoma wie die des Ei-Centrosoma als „Halb-Centren“ bezeichnet, weil jedes einer Ergänzung bedürftig sei, um zu einem Spindelpolkörperchen zu werden. Die Polyspermie zeigt nun aber für die Abkömmlinge der Sperma-Centrosomen, dass sie durchaus keiner Ergänzung bedürfen, um Spindelpole darzustellen. Jede Hälfte eines jeden Sperma-Centrosoma wird unter allen Umständen zu einem Polkörperchen, es mögen so viele Spermatozoën eingedrungen sein, als wollen. Obgleich in allen Fällen von Polyspermie nur zwei Pole durch die hypothetischen Teilstücke des Ei-Centrosoma „ergänzt“ sein könnten, verhalten sich keineswegs zwei der vorhandenen Pole verschieden von den anderen, etwa „stärker“ in irgend einer Hinsicht, sondern eines genau wie das andere. Obgleich die einzelnen angeblichen Sperma-Halb-Centren Gelegenheit hätten, sich unter einander dadurch, dass sie paarweise verschmelzen, zu ergänzen, bleibt doch ein jedes selbständig und bildet für sich seinen Pol.

Endlich habe ich schon früher (10) dadurch, dass ich isolierte Eibruchsstücke, denen mit dem Kern auch das Centrosoma gefehlt haben muss, bei monospermer Befruchtung zu normalen Larven aufzüchten konnte, den Beweis geliefert, dass das Ei-

Centrosoma zu einer normalen Entwickelung jedenfalls nicht notwendig ist.[1])

Fasse ich alles dies zusammen, so sehe ich mich genötigt, auf meinem alten Standpunkt vom Jahre 1887 zu verharren: das Centrosoma des Seeigel-Eies ist ein dem Untergang bestimmtes Organ, welches bei der Entwicklung gar keine Rolle spielt.

Es erübrigt nun noch, die Erfahrungen an anderen Eiern — abgesehen von den Resultaten *Guignard*'s und *Conklin*'s — in Kürze zu überblicken. Als ich im Jahre 1887 den Satz: die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel stammen vom Spermatozoon ab, als Gesetz von allgemeiner Gültigkeit glaubte aufstellen zu dürfen, waren mir hiefür neben den Verhältnissen des Seeigel-Eies vor allem die Beobachtungen massgebend, die ich bei der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala gemacht hatte. Auch für dieses Ei konnte ich es zum mindesten höchst wahrscheinlich machen, dass der obige Satz zu Recht besteht, und zwar konnte dies in diesem Fall auch daraus geschlossen werden, dass das reife Ei bei seiner Entstehung (Bildung des zweiten Richtungskörpers) gar kein Centrosoma erhält. Ich habe seither über dieses Objekt keine neuen Erfahrungen gesammelt; nur ein abnormes Ei ist mir inzwischen zu Gesicht gekommen, welches die alte Auffassung vollkommen bestätigt. Das fragliche Ei von der Varietät univalens war auf dem Stadium abgetötet worden, wo die für die erste Furchungsspindel vorbereiteten Chromosomen frei im Protoplasma liegen; es fiel mir dadurch auf, dass es anstatt zweier vier Schleifen enthält. Diese Ueberzahl konnte auf Polyspermie oder auf Unregelmässigkeiten bei der Richtungskörperbildung beruhen. Ich suchte also zunächst nach

---

[1]) Es ist neuerdings die Meinung ausgesprochen worden, als hätte ich die normale Entwicklung kernloser mit Sperma der gleichen Art befruchteter Eibruchstücke nur erschlossen. Genaue Lektüre meines Aufsatzes wird erkennen lassen, dass es sich hier um eine mit vollster Sicherheit constatierte Thatsache handelt. Ich werde übrigens demnächst mit spezieller Rücksicht auf *Seeliger*'s soeben erschienenen Aufsatz, eine genaue Darstellung meiner Befunde veröffentlichen.

den Richtungskörpern. Es zeigte sich aber, dass gar keine gebildet worden sind, es müssen also sämtliche sonst in den Richtungskörpern enthaltenen Chromosomen im Ei vorzufinden sein, d. h. ausser dem normalen Ei- und Sperma-Chromosoma noch drei, in Summa also fünf. Nun sind es aber nur vier, was nicht anders erklärt werden kann, als dass in dieses Ei gar kein Spermatozoon eingedrungen war. Höchst wahrscheinlich stehen diese beiden Erscheinungen: Mangel des Spermatozoon und Zurückhaltung der Richtungskörper im Ei in ursächlichem Zusammenhang; wissen wir doch für parthenogenetische Eier, dass hier nur ein Richtungskörper gebildet wird. Das für unsere Frage Interessante aber ist an diesem Ei: es enthält keine Centrosomen. Alle normalen Eier des gleichen Stadiums besitzen ihre beiden Archoplasmakugeln mit deutlichen Centrosomen, in dem fraglichen Ei ist keine Spur von diesen Dingen zu erkennen und dieser Mangel kann nur aus dem Fehlen des Spermatozoon erklärt werden.

Von den übrigen Arbeiten, welche sich auf diese Frage beziehen, möchte ich nur diejenigen kurz erwähnen, welche nach der Mitteilung *Fol*'s und unter Berücksichtigung derselben erschienen sind. Alle diese Arbeiten, mit Ausnahme derer von *Guignard* und *Conklin*, sprechen mit grösserer oder geringerer Sicherheit dafür, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschliesslich vom Spermatozoon stammen. Vor allem sind hier die ausgezeichneten Erfahrungen *Vejdovsky*'s an Anneliden-Eiern zu nennen, die zwar schon früher publiciert, aber von ihrem Autor ausdrücklich den *Fol*'schen Angaben gegenüber aufrecht erhalten worden sind (46). — Sodann sind die Untersuchungen von *Boehm* über die Befruchtung des Forellen-Eies (5) anzuführen. Zwar scheint in einer neueren Arbeit über das gleiche Objekt *Blanc* (4) eine Gleichwertigkeit von Ei- und Sperma-Centrosoma im *Fol*'schen Sinne anzunehmen; doch kann ich an seinen Abbildungen durchaus keinen Beweis hiefür erkennen und glaube nicht, dass dieselben gegenüber den äusserst klaren Bildern *Boehm*'s in's Gewicht fallen können. — *Henking*, der sich auf Grund seiner Erfahrungen an Insekten-Eiern früher schon dem von mir vertretenen Standpunkt angeschlossen hatte, nimmt denselben auch wieder in seiner letzten grossen Abhandlung ein (31). — Von besonderem Interesse sind ferner die Resultate von *A. Brauer* über Branchipus (15), indem

hier die späteren Pole der ersten Furchungsspindel ganz ähnlich wie bei den Objekten *Vejdovsky*'s bereits an dem vom Eikern noch weit entfernten Spermakern fertig ausgebildet erscheinen. Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass einer meiner Schüler, Herr *O. Meyer*, ein gleiches Verhalten kürzlich auch für Strongylus tetracanthus mit vollster Sicherheit nachweisen konnte. — Ableitung der beiden Spindelpolkörperchen aus dem Sperma-Centrosoma vertritt ferner *Ch. Julin* für Ascidien-Eier (40), bei denen ich früher schon ein Gleiches glaubte nachweisen zu können (12) und *R. Fick* für das Axolotl-Ei (21).

Endlich erhalten alle diese Angaben eine gewisse Ergänzung durch die Mitteilung von *Balbiani* (1), dass im unreifen Ei der Araneiden das Ei-Centrosoma dadurch seine Funktion als Teilungsorgan verliert, dass es sich in den sog. „Dotterkern" umwandelt. Auch *Flemming* (25) und *Mertens* (42)[1]) haben sich schon vorher für andere Eier in ähnlichem Sinn geäussert. Doch sind, wie mir scheint, diese Angaben einstweilen mit Vorsicht aufzunehmen, denn der Beweis, dass das Gebilde, welches zum Dotterkern wird, wirklich ein Centrosoma nebst „Sphaere" ist, scheint mir nicht streng erbracht zu sein.

---

1) Ich citire hier nach *Balbiani*, da mir die Abhandlung nicht zugänglich war.

II. Allgemeiner Teil.

An die vorstehende Mitteilung füge ich noch einige allgemeinere Erörterungen an, zu denen mir in erster Linie die kürzlich erschienene Abhandlung von *M. Heidenhain:* „Neue Untersuchungen über die Centralkörper" Veranlassung gibt. Ein äusserst sorgfältiger von reichlicher Gedankenarbeit zeugender Stil und das hoch zu rühmende Streben nach präcisem Ausdruck und scharfer Begriffsformulierung zeichnen dieses umfangreiche Werk vor allem aus; der Autor hat in demselben die Kenntnis gewisser Zellstrukturen durch bewundernswerte Sorgfalt mikroskopischer Feinarbeit sowie durch Ausbildung eines höchst wertvollen technischen Verfahrens in erfreulichster Weise gefördert; dazu gibt er eine Fülle theoretischer Betrachtungen über die interessantesten cellulären Probleme. Alles dies macht die Abhandlung zu einer aussergewöhnlichen Erscheinung der cytologischen Literatur und sichert ihr weitgehende Beachtung. Umsomehr aber, und gerade, weil ich selbst so viel Vortreffliches darin finde, halte ich es für geboten, die Einwendungen, die ich gegen viele Ausführungen *Heidenhain*'s zu erheben habe, und die mannichfache Verschiedenheit in der Auffassung prinzipieller Fragen zur Sprache zu bringen. Auch sehe ich mich genötigt, seinen kritischen Bemerkungen über meine Arbeiten in einzelnen Punkten entgegenzutreten.

1. Ueber Natur und Herkunft der Centrosomen.

Ich beginne mit einer jüngst mehrfach besprochenen Frage, bei deren Entscheidung ich mit *Heidenhain* bis zu einem gewissen Punkt in Uebereinstimmung stehe, nämlich, ob die Centro-

somen dem Protoplasma oder dem Kern zuzurechnen seien. Die Frage, obwohl schon früher gelegentlich berührt, wurde erst aktuell durch die ausgezeichnete Arbeit *Brauer*'s (15) über die Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Denn bis dahin waren Centrosomen nur ausserhalb des Kerns bekannt geworden. Erst *Brauer* zeigte, dass sie in den Spermatocyten von Ascaris im Innern der Kernvakuole liegen können, ohne dass dies jedoch immer so ist. Und gerade die Variationen, die er nachweisen konnte: dass in einem Fall die Centrosomen auf einem Stadium noch im Kern liegen, wo sie in einem andern Fall ausserhalb angetroffen werden, ja dass sie sich bei der Varietät bivalens überhaupt nie im Kern auffinden lassen, scheinen mir als Resultat seiner Befunde, zusammengehalten mit dem sonst Bekannten, dieses zu ergeben, dass es sich bei jenen Lageverhältnissen um etwas durchaus Gleichgültiges handelt und dass daraus Schlüsse auf die Zugehörigkeit der Centrosomen nicht gezogen werden können. Mit anderen Worten: Die Frage, in dieser Weise angegriffen, ist meiner Meinung nach nichts als eine reine Lokalitätenfrage. Wir können nur sagen: die Centrosomen liegen meist im Protoplasma, sie können aber auch im Kern liegen — weiter nichts. Die Frage, ob Kernbestandteil, ob Protoplasmabestandteil, besteht, wie *Heidenhain* sehr richtig bemerkt, gar nicht zu Recht. Denn eine solche Entscheidung nach der einen oder anderen Seite, wenn sie einen Sinn haben, d. h. als Satz von allgemeiner Gültigkeit aufgestellt werden sollte, könnte doch nur bedeuten: die Centrosomen haben sich ursprünglich aus stets nur im Protoplasma zu findenden, oder aus streng dem Kern reservierten Bestandteilen differenziert. Hierüber aber vermögen wir einstweilen nicht das Allergeringste auszusagen.

Heidenhain führt sehr passend zum Vergleich die Erwägungen an, die *Flemming* über die Herkunft der Spindelfasern, ob aus Kern-, ob aus Zellsubstanz, angestellt hat. Ja, es scheint mir in dieser letzteren Frage nicht nur etwas durchaus Entsprechendes vorzuliegen, sondern ich halte sie sogar mit jener anderen für ganz direkt zusammenhängend, und ich möchte deshalb darauf etwas näher eingehen. Ich finde mich nicht selten unter denjenigen Autoren citiert, die eine ausschliesslich protoplasmatische Herkunft der Spindelfasern vertreten. Nun habe ich zwar für die Furchungsspindel von Ascaris megalocephala diesen Ur-

sprung angegeben, dagegen ebenso ausdrücklich für die erste Richtungsspindel des gleichen Tieres, dass sie aus einem achromatischen Gerüst des Kerns entsteht; und ich glaube, wofür ich meine Abbildungen zu vergleichen bitte, das eine ebenso sicher nachgewiesen zu haben, wie das andere. Ich meine deshalb, es sollte der Streit hierüber endlich aufhören und nicht mehr jeder Autor, wenn er an einem bestimmten Objekt die eine Entstehungsart als sicher erweisen kann, nun denken, er habe damit alle anders lautenden Angaben für andere Objekte umgestossen und dürfe seinen Befund als allgemein gültig proklamieren. Die Spindelfasern entstehen eben thatsächlich hier aus Teilen, die im Kern, dort aus Teilen, die im Protoplasma liegen.

Daraus ergibt sich aber, dass die Kerne der Metazoënzellen durchaus nicht überall gleichwertige Bildungen sind, und dass es, ganz allgemein genommen, unzulässig ist, jeden irgendwo im Kern gefundenen Bestandteil nun als „Kernbestandteil“ auszugeben. Wenn man die Frage aufwirft, welche Bestandteile allen Metazoënkernen in gleicher Weise und in allen Phasen ihres Bestehens zukommen, so wüsste ich nichts zu nennen, als die Chromosomen und deren Umwandlungsformen während der Zellenruhe. Die Chromosomen sind vor allem während der karyokinetischen Teilung die einzigen Elemente, die von dem Kern als selbständige Teile übrig bleiben; an ihnen ausschliesslich vollzieht sich der Kernteilungsakt; sie ganz allein sind die Veranlassung zur Entstehung eines neuen Kerns, und jedes Chromosom, es mag an jede beliebige Stelle der Zelle zu liegen kommen, bildet sich hier aus gewissen überall im Protoplasma vorhandenen Substanzen einen „Kern“. So können, meiner Meinung nach, schon Kernsaft und Kernmembran, von denen der erstere der Menge nach weitaus den bedeutendsten Teil eines ruhenden Kerns bildet, nicht als spezifische Kernbestandteile bezeichnet werden; der Kernsaft ist nichts anderes als Zellsaft, die Kernmembran nach allgemeiner Ansicht eine dichtere Rindenschicht des Protoplasmas; und auch das sog. Liningerüst, das übrigens sicher nicht allen Kernen zukommt, scheint sich von gewissen fädigen Bestandteilen des Protoplasmas in keiner Weise zu unterscheiden. So ist für mich — wie ich es früher schon ausgesprochen habe — der „Kern“ einer Metazoënzelle lediglich ein für die Dauer der Zellenruhe von den Chromosomen gebautes

Haus, in welchem sich diese allein spezifischen Kernelemente gegen das gleichartige Substanzengemenge des Protoplasmas abgrenzen. Dass in dieses Haus auch einmal das Centrosom mit hineingeräth und zwar, wie es scheint, gerade in einem Fall, wo auch die Substanz der Spindelfasern, nach meiner Auffassung: ein Teil des Archoplasma, im Kernraum liegt, kann nicht im Mindesten auffällig erscheinen oder gar etwas Besonderes bedeuten. Und sicherlich wäre nicht das Geringste an Einsicht gewonnen, wenn man auf Grund dieser überdies ganz ungewöhnlichen Lagerung eine Kern-Natur der Centrosomen behaupten wollte.

Hier könnte, worin ich *Heidenhain* ganz zustimme, nur ein Weg zu einem Resultat führen, nämlich, dass man festzustellen suchte, in welcher Weise sich alle diese complicierten Bildungen und Vorgänge, wie sie uns in Kern, Centrosom und Karyokinese entgegentreten, phylogenetisch entwickelt haben. Mir scheint, dass uns zur Lösung dieser Aufgabe, wenn sie überhaupt je gelingen sollte, noch die nötigen Vorbedingungen fehlen; und wenn ich hier das Problem berühre, so geschieht es nur, um mich gegen den Versuch auszusprechen, den *Heidenhain* in dieser Richtung unternommen hat. Er stellt, wie er es in der Ueberschrift zu Capitel XVIII nennt, eine „vergleichend-anatomische Theorie der karyokinetischen Figuren" auf, deren Inhalt sich kurz dahin zusammenfassen lässt, dass die *Hermann*'sche „Centralspindel", wie sie sich in manchen Zellteilungsfiguren der Metazoën zeigt, samt den Centrosomen, der Nebenkernspindel der ciliaten Infusorien entspricht, wogegen der Kern der Metazoënzelle dem Hauptkern der Infusorien gleichzusetzen ist.

Ideen, die bis zu einem gewissen Grad hiemit verwandt sind, haben, wenn auch in viel weniger bestimmter Fassung, bereits *Bütschli* (16) und *R. Hertwig* (36) geäussert. Sie haben damit lediglich einen Gedanken hingestellt, der dem Forscher auf diesem Gebiet einmal von Nutzen sein kann, indem er ihn neu entdeckte Thatsachen sogleich von einem bestimmten Gesichtspunkt aus betrachten heisst. Anders verhält es sich mit der Art, wie *Heidenhain* dieser Sache nähertritt; er bietet eine Theorie und erhebt damit den Anspruch, den oben dargelegten Gedanken begründet zu haben. Wenn ich mich also gegen seine Ausführungen wende, so sind es in erster Linie nicht die

Ideen, die ich bekämpfe, obgleich ich freilich auch an ihnen bis jetzt keine gute Seite zu erkennen vermag, sondern die Begründung. Es scheint mir, dass *Heidenhain*'s vergleichend-anatomische Theorie der Karyokinese mit den Grundprinzipien der vergleichenden Anatomie unverträglich und also sein Versuch schon der Methode nach verfehlt ist.

Der Ausdruck „vergleichend-anatomisch" ist hier, wie ja heutzutage wohl allgemein, in dem Sinn von „phylogenetisch" gebraucht, d. h. in dem Sinn, dass die Organismen, deren Teile verglichen werden sollen, in einem wirklichen Verwandtschaftsverhältniss stehen, sei es, dass der eine von Vorfahren abstammt, die dem anderen gleichen, sei es, dass beide von gemeinsamen Ahnen abgeleitet werden. Die erste Frage, die bei einer vergleichend-anatomischen und also auch bei der *Heidenhain*'schen Theorie diskutiert werden muss, ist demnach die, ob die verglichenen Organismen wirklich in einem solchen Verwandtschaftsverhältniss stehen und zwar hier speziell, ob der eine aus dem andern sich herausgebildet haben kann; denn diese Art von direkter Verwandtschaft wird durch die *Heidenhain*'schen Aufstellungen behauptet. Der Autor setzt sich mit dieser Grundfrage überhaupt nicht auseinander. Indem er nach Zuständen sucht, die als Vorstufen der Teilungseinrichtungen einer Metazoën-Zelle angesehen werden könnten, nimmt er wie als selbstverständlich an, das die ciliaten Infusorien als Ausgangspunkt zu wählen seien. Er verliert kein Wort darüber, ob diese am höchsten spezialisierten Protozoën die Vorläufer der vielzelligen Tiere gewesen sein könnten. Und doch wird jeder Zoologe sagen, dass diese Annahme der eingehendsten Begründung bedurft hätte; denn nach allem, was wir von dem Gange des phylogenetischen Fortschritts im Allgemeinen und speziell von Uebergangsformen zwischen Einzelligen und vielzelligen Organismen wissen, hat keine Protozoënclasse so geringe Wahrscheinlichkeit für sich, als Vorstufe für die vielzelligen Tiere in Betracht zu kommen, als die der Ciliata.

Nun könnte vielleicht eingewendet werden: eben die von *Heidenhain* namhaft gemachten Beziehungen in den karyokinetischen Vorgängen sprächen so sicher für jene Ableitung, dass hiegegen alle anderen Bedenken zurücktreten müssten. Allein wo ist hier eine Uebereinstimmung, die die geringste Stütze liefern könnte? Fasst man die Vergleichungspunkte, wie sie *Heidenhain*

zu Grunde legt, zusammen, so bestehen sie darin, dass hier wie dort ein Dualismus zwischen zweierlei Zellenorganen besteht: bei den Ciliaten zwischen Haupt- und Nebenkern, in der Metazoënzelle zwischen Kern und Centrosoma; und ferner, dass bei der Teilung des Centrosoma in manchen Fällen Figuren entstehen (Centralspindel,) die mit einem sich teilenden Nebenkern eine gewisse Formähnlichkeit darbieten. [1]) Etwas Weiteres finde ich nicht. Sollen diese Thatsachen allein dazu berechtigen, den Hauptkern der Ciliaten mit dem Kern der Metazoënzellen, den Nebenkern mit der Centralspindel nebst den beiden Centrosomen gleichzusetzen? Von einer vergleichend-anatomischen Theorie verlangt man doch mehr, als dass sie lediglich ähnliche Formzustände beliebiger Organismen als phylogenetisch verbunden ausgibt; sie muss doch vor allem in Erwägung ziehen, ob überhaupt eine Möglichkeit denkbar ist, dass der eine Zustand aus dem andern hervorgegangen sein kann.

Wenn man nun die Beziehungen zwischen Haupt- und Nebenkern der Ciliaten betrachtet, so ist die wichtigste die, dass der Macronucleus ein spezifisch umgebildeter Micronucleus ist, der, nachdem er von einer Conjugation zur nächsten als der eigentlich funktionierende Kern gedient hat, schliesslich zu Grunde geht, worauf der Nebenkern einen neuen Hauptkern bildet. Zwischen Kern und Centrosoma (Central-

---

1) Dass, wie Heidenhain wahrscheinlich zu machen sucht, die Centralspindel wenigstens in rudimentärem Zustand, in allen Metazoënzellen auftrete, muss ich bestreiten. Ich will mich dabei nicht auf meine Angaben über Ascaris stützen, nachdem hier *van Beneden* und *Neyt* durchgehende Fasern zwischen beiden Polen beschrieben haben. Dagegen konnte ich mich an den Hodenzellen von Astacus mit voller Sicherheit überzeugen, dass nicht eine einzige Faser von Pol zu Pol durchgeht; hier gibt es nur Spindelfasern, die an den Chromosomen ihr Ende finden. — *Heidenhain* legt besonderes Gewicht darauf, dass, wie er glaubt nachgewiesen zu haben, „die Centralspindel ihrer ursprünglichen Masse nach sich aus der Substanz der Centrosomen selbst herleitet" (pag. 686). In Uebereinstimmung mit *Drüner* (20) finde ich in seinen Darlegungen keine Spur eines Beweises hiefür. Ueberdies hat *Drüner* für gewisse Zellen (Salamander-Hoden) jene Annahme *Heidenhain's* direkt widerlegt. Ich kann einstweilen hinzufügen, dass nach den Untersuchungen des Herrn Professor F. *Mc. Farland* aus Palo alto, der im hiesigen zoologischen Institut die Befruchtungsvorgänge bei Opistobronchiern bearbeitet, die Centralspindel, die im sich teilenden Ei zur Anlage kommt, sich nicht als eine ursprüngliche Verknüpfung der beiden Centrosomen darstellt, sondern dass sie erst sekundär durch Vereinigung zweier ganz getrennter Radiensysteme entsteht.

spindel) existieren solche Beziehungen nicht; sie gehen beide durch alle Zellen-Generationen selbständig neben einander her. Ist es nun denkbar, oder gar wahrscheinlich, dass jene periodische Entstehung des einen Gebildes aus dem andern sammt jenem bestimmten funktionellen Verhältniss zwischen beiden vollständig in Wegfall kommt? — Fasst man umgekehrt die Beziehungen zwischen Centrosom und Kern bei den Metazoën in's Auge, so lässt sich sagen: das Centrosom spielt dem Kern gegenüber die Rolle eines Teilungsorganes. Bei den Ciliaten ist zwischen Haupt- und Nebenkern nicht die leiseste Andeutung einer solchen Beziehung aufzufinden. Ist es nun denkbar oder gar wahrscheinlich, dass sich in die Teilung des Hauptkerns der Nebenkern allmählich so einmischt, dass dadurch die karyokinetischen Vorgänge der Metazoën entstanden sein können? — Wenn man weiterhin untersucht, wie sich die beiderlei Bildungen hier und dort bei der Conjugation und Befruchtung verhalten, so zeigt sich, dass bei den Ciliaten der Hauptkern sich an diesem Akt gar nicht betheiligt, da er eben zu Grunde geht und nach der Conjugation vom Nebenkern aus reconstituiert wird. Das Wesentliche am Conjugationsvorgang ist die Vereinigung der Nebenkerne der beiden conjugierten Zellen. Bei den Metazoën ist es der, nach *Heidenhain* dem Macronucleus entsprechende „Kern", der sich genau so verhält, wie dort der Micronucleus, das Centrosoma dagegen, das diesem entsprechen soll, kommt in den meisten Fällen, vielleicht überall nur der der einen der beiden Geschlechtszellen zu. Ist es denkbar oder gar wahrscheinlich, dass sich bei diesem Vorgang der Kernmischung die Verhältnisse so von Grund aus verschieben, dass die Mischung jenem Kern zufällt, der früher bei diesem Vorgang zu Grunde gegangen war, während der frühere Mischungskern zum Teilungsorgan herabsinkt?

Wenn jemand im Stande wäre, auf Grund solcher und ähnlicher Erwägungen die *Heidenhain*'schen Aufstellungen annehmbar zu machen, so könnte man dies vielleicht eine vergleichend-anatomische Theorie nennen; so aber, wie er die Sache vorführt, halte ich sie für eine ganz willkürliche Construktion, die nicht nur nichts erklärt, sondern umgekehrt nur neue Räthsel hinstellt.

Schon vor drei Jahren übrigens hat *Ishikawa* (37) bei seiner Beschreibung der Conjugationsvorgänge von Noctiluca Verhältnisse

mitgeteilt, die jener Auffassung des Centrosoma als eines dem Nebenkern der Ciliaten homologen Gebilds den Boden hätten entziehen können. Noctiluca besitzt einen einzigen Kern, der, wenn man einen Vergleich mit den Ciliaten anstellen will, nur mit dem Nebenkern homologisiert werden kann; seine Veränderungen bei der Teilung erinnern ausserordentlich an die der Micronuclei der Wimperinfusorien; ganz wie ein solcher verhält er sich auch bei der Conjugation. Und neben diesem Kerngebilde — nicht etwa als eine Differenzierung desselben — vermochte Ishikawa in einem Hof von Archoplasma kleine Körperchen nachzuweisen, die er als Centrosomen ansehen zu müssen glaubte. Seit kürzlich eine sehr wertvolle ausführliche Arbeit Ishikawas (38, 39) über die Kernteilungsvorgänge von Noctiluca erschienen ist, kann an der Richtigkeit dieser Vermutung kein Zweifel mehr sein. Schon bei diesen einzelligen Wesen also bestehen neben einem Kern, der sich in allen wesentlichen Punkten wie der Nebenkern eines ciliaten Infusors verhält, Archoplasma und Centrosomen, und zwar in einer Weise ausgebildet, dass die Uebereinstimmung mit den entsprechenden Einrichtungen einer Metazoënzelle ganz überraschend ist. Was sollte nun im Geringsten dafür sprechen, dass diese Bildungen bei Noctiluca aus spezifisch umgebildeten Kernen abzuleiten seien?

Ganz ebenso deutlich sprechen gegen eine solche Ableitung die trefflichen Untersuchungen Rompel's (45) an einem Wimperinfusorium (Kentrochona Nebaliae). Es liegen hier wohl die primitivsten Zustände vor, die von einer karyokinetischen Teilung bisher bekannt geworden sind. Neben einem Kern, dessen Teilungsfiguren an jene erinnern, die *R. Hertwig* von Actinosphaerium beschrieben hat, nur dass sie noch unvollkommener zu sein scheinen, finden sich zwei Körperchen, die Rompel wohl mit Recht Centrosomen nennt. Ursprünglich benachbart an der einen Seite des Kerns gelegen, nehmen sie während des Spindelstadiums die Pole ein, ganz wie wir es überall von den Centrosomen gewohnt sind. Aber im Uebrigen verhalten sie sich von den Centrosomen der Metazoën-Zellen recht verschieden: es tritt keine Spur von Strahlung, keine Ansammlung dichterer Substanz um sie auf; sie scheinen mit der Kernfigur, speziell mit dem Chromatin in gar keinen materiellen Zusammenhang zu treten, ja, was mir besonders auffallend ist: die beiden Spindelenden,

die sonst überall durch die Centrosomen bedingt und von Anfang an durch diese Körperchen gekennzeichnet werden, sind da während das eine der beiden Centrosomen noch wandert, um erst allmählich seine Lage an dem einen Spindelpol zu erreichen. Freilich lassen die an spärlichem Material angestellten Untersuchungen Rompel's die Entwicklung der Teilungsfigur nicht mit der zu wünschenden Sicherheit übersehen, und es kommt mir nach den von ihm gegebenen Abbildungen nicht unmöglich vor, dass das Ende jenes achromatischen Bestandteils, welcher in Fig. 4 d, e und f links vom Chromatinmantel hervorragt, nicht, wie man auf den ersten Blick glauben möchte, das definitive Spindelende vorstellt, sondern nur die Umbiegungsstelle einer sehr stark geknickten „Spindel", deren linkes Ende z. B. in Fig. 4 d, vom Chromatinmantel verborgen, an jener Stelle zu suchen wäre, wo das Centrosoma seine Lage hat. Und so wäre es denkbar, das doch unter dem Einfluss des wandernden Centrosoma die einpolige Figur in die zweipolige übergeführt wird.

Wie dem also auch sein mag, die Centrosomen treten uns bei den genannten Protozoën in der gleichen Selbständigkeit entgegen, wie in den Zellen der Metazoën, und die Art, wie sie sich hier verhalten, trägt nichts dazu bei, über ihre phylogenetische Herkunft Licht zu verbreiten.

Unter diesen Umständen werden wir vorläufig auf die Einsicht, wie das Centrosom geworden ist, verzichten müssen und uns mit der Erkenntnis zu begnügen haben, dass dieses Körperchen schon von gewissen Einzelligen an, ein selbständiges dauerndes Zellenorgan ist, von der gleichen Wertigkeit etwa, wie die Chromosomen. Dass diese Behauptung für die Gesamtheit der Metazoën zutrifft, erscheint kaum zweifelhaft, und konnte schon nach den Erfahrungen am Ascaris-Ei ohne besondere Phantasie prophezeit werden. *Heidenhain* allerdings findet dies für damals kühn. Wenn man aber bedenkt, in welcher Beziehung die Centrosomen zur Karyokinese stehen, dass diese Art von Teilung für alle Metazoënzellen als etwas Bewiesenes gelten konnte, dass ferner in vielen Fällen von karyokinetischen Figuren die Centrosomen — als Polkörperchen der Spindel — damals schon beschrieben waren und ihr allgemeines Vorkommen wenigstens auf diesem Stadium kaum zu bezweifeln

war, so darf man wohl sagen: nachdem *van Beneden* und ich für eine Zellenart diese Körperchen als dauernde, von der einen Zellengeneration zur nächsten durch Zweiteilung sich forterbende Gebilde nachgewiesen hatten, war die Annahme, dass in diesem Verhalten etwas allgemein Gültiges gefunden sei, so selbstverständlich, dass sie eigentlich gar nicht brauchte ausgesprochen zu werden. Damit ist nicht geläugnet, dass es Zellen geben oder gegeben haben muss, wo die erkannten Verhältnisse erst in der Ausbildung begriffen sind, wo es „Centrosomen" noch nicht gibt; auf der andern Seite durfte man auch auf gewisse Modificationen gefasst sein, und ich habe ja schon in meiner zweiten Mitteilung vom Jahr 1887 für viele Eizellen das Vorkommen der Centrosomen in Abrede gestellt. Aber im Allgemeinen scheinen mir die Verhältnisse doch so zu liegen, dass man bis zu dem Beweis des Gegenteils jeder Zelle ein Centrosom zuschreiben durfte. Gewiss war und ist durch jenen isolierten Fund die intensivste Durchforschung möglichst verschiedener Zellenarten in der fraglichen Richtung nicht überflüssig geworden; gerade *Heidenhain* hat sich auf diesem Gebiet durch seine Untersuchungen und durch die Ausbildung seines Färbeverfahrens hervorragende Verdienste erworben, und seine Bemühungen auf diesem Boden machen in meinen Augen den Hauptwert seiner Arbeiten aus. Es wäre sehr zu wünschen, dass, wie er es hofft, seine Methode der Centrosomenfärbung sich noch so weit vervollkommnen lässt, um jene Gebilde überall, wo sie vorhanden sind, mit Sicherheit als solche kenntlich zu machen. Vor der Hand ist sein Verfahren freilich von diesem Endziel noch weit entfernt. Wie die oben mitgeteilten Erfahrungen am Seeigel-Ei lehren, ist die Eisenhaematoxylinfärbung — auch bei vorhergehender Bordeaux-Behandlung — nicht im Stande, Centrosomen unter allen Umständen zu tingieren. Und wo sie dieselben auch schwarz färbt, teilen die Centrosomen diese Affinität mit manchen andern Inhaltskörpern der Zellsubstanz so vollkommen, dass sie sich von jenen Körnern (wie früher ohne jedes Färbemittel) eben auch nur dann unterscheiden lassen, wenn ihre eigenartige Umgebung sie als etwas Spezifisches kenntlich macht. So versagt das *Heidenhain*'sche Verfahren gerade an den Zellen, mit denen ich mich eingehender befasst habe: den Eiern und Furchungszellen, fast durchgängig, sobald die Strahlung fehlt. Denn hier sind überall im Protoplasma Körperchen vor-

handen, die sich in Grösse und der Reaktion auf den Farbstoff genau wie Centrosomen verhalten.

Dies führt mich auf die von *Heidenhain* aufgeworfene Frage nach der chemischen Natur der Centrosomen. Er hält es, auf Grund der Reaktion gegen die Farbstoffe, für sehr wahrscheinlich, dass dem Centrosom eine spezifische chemische Substanz zukommt. Zwingend ist seine Schlussfolgerung in diesem Punkt, wie er selbst zugibt, nicht, und sie wird noch weit unsicherer durch die eben erwähnten Erfahrungen an anderen Objekten. Glücklicherweise ist diese Sache recht unwichtig, da sie die Frage nach der spezifischen Natur des Centrosoma gar nicht berührt. Denn, um einen Vergleich anzuwenden, das Auge ist doch auch ein spezifisches Organ, obgleich es gar keine ihm durchaus eigentümlichen Teile enthalten muss; und so könnte es beim Centrosoma gleichfalls eine besondere Combination auch anderweitig in der Zelle vorhandener und nicht einmal überall der gleichen Bestandteile, mit anderen Worten: eine besondere Organisation sein, auf der seine Individualisierung zu einem spezifischen, mit ganz eigentümlichen Qualitäten ausgestatteten Zellenorgan beruht.

2. Attraktionssphaere und Archoplasma.

Herrscht darüber wohl allgemeine Einigkeit, dass das Centrosom ein dauerndes Organ der Zelle vorstellt, so ist eine weitere Frage die, ob das Gleiche auch behauptet werden kann für jene im Umkreis von Centrosomen nachweisbaren Bildungen, die jetzt gewöhnlich den Namen „Attraktionssphären“ führen. Man kann vielfach lesen, *E. van Beneden* habe 1884 die Attraktionssphaeren „entdeckt“. Dies ist jedoch nicht ganz richtig. *Van Beneden* hatte damals die längst bekannten Asteren, die vor allem von *Mark* (41) 1881 für Limax in vorzüglicher Weise beschrieben worden waren, an höchst mangelhaften Präparaten von Ascariseiern — wie seine Abbildungen auf Tafel XIX[ter] lehren — studiert, an Präparaten, wo die während der Karyokinese mächtigen und weit ausgebreiteten Strahlenfiguren fast gänzlich unkenntlich waren und nun der dichteste centrale Teil derselben, in seiner radialen Struktur gleichfalls stark verdorben, sich als ein grösserer oder kleinerer, mehr oder weniger scharf begrenzter kugeliger Fleck darstellte.

Diesen verdorbenen Centralteil des Aster bezeichnete *van Beneden* damals als „sphère attractive“ und er statuierte damit einen Gegensatz zwischen dem inneren und äusserenBereich der Strahlensonne, der in der Natur nicht begründet ist. Zum Beweis hiefür darf ich sowohl meine eigenen Abbildungen namhaft machen, als auch, weil man dieses Zeugnis für gewichtiger halten wird, die Photographien bei *van Beneden* und *Neyt* und endlich die Bilder von *van Beneden*'s Schüler *Herla* (32), wo überall auf dem Stadium des Aster nicht das mindeste von einer abgegrenzten centralen Parthie, die der sphère attractive entsprechen könnte, zu sehen ist. Ich selbst habe seither noch viele Ascaris-Eier mit den verschiedensten Methoden behandelt; niemals konnte ich an dem Aster etwas wahrnehmen, was die Abgrenzung einer „sphère attractive“ in demselben gerechtfertigt hätte. Da dies auch an anderen Objekten ganz ebenso ist, so würde der Ausdruck Attraktionssphaere kaum zu so allgemeiner Verbreitung gekommen sein, wenn nicht 1887 zuerst ich, dann *van Beneden* und *Neyt* die Mitteilung gemacht hätten, dass nicht nur das Spindelpolkörperchen (Centrosoma) sich während der Zellenruhe erhält und durch Teilung auf die Tochterzellen übergeht, sondern dass auch das, was später als Aster erscheint, schon in der ruhenden Zelle als körnige Kugel vorhanden ist, um sich, gleichfalls durch Teilung, in die Anlage des Amphiasters umzubilden. Erst durch diese Entdeckung und dadurch, dass nun *van Beneden* diese körnigen Kugeln mit seinen sphères attractives identificierte, kam die Bezeichnung Attraktionssphäre zur Bedeutung. Sie gewann damit gleichzeitig, nach *van Beneden*'s eigener Darstellung, einen etwas anderen Sinn; denn das Hauptgewicht ruhte nun nicht mehr auf jener angeblichen Differenzierung der ausgebildeten Strahlenfigur, sondern darauf, dass diese Bildung oder ein Teil von ihr in der ruhenden Zelle in anderer Form fortbesteht.

Wenn es sich nun darum handelt, festzustellen, ob die Attraktionssphaere ein dauerndes Zellenorgan, d. h. ob sie überall als notwendige Begleiterscheinung des Centrosoma vorhanden sei, so muss ich darauf in doppeltem Sinn mit Nein antworten. Zunächst in dem ursprünglichen Sinn der sphère attractive, soweit *van Beneden* einen centralen Bereich des Aster damit bezeichnete. Diese Unterscheidung, die, wie gesagt, auf mangelhaften Präparaten beruhte, ist ganz unhaltbar und nirgends durchführbar.

Das sog. „*van Beneden*'sche Microsomenstratum“, welches die Attractionssphaere begrenzen soll, kann am gleichen Objekt vorhanden sein oder fehlen; so habe ich es an meinen nach den verschiedensten Methoden behandelten Ascaris-Präparaten niemals zu Gesicht bekommen. Und gerade die weiteren concentrischen Microsomen-Kugelschalen, die *Heidenhain* und neuerdings in schönster Weise *Drüner* (20) abgebildet haben, zeigen, wie auch *Heidenhain* schon betont hat, dass in einer solchen Kugelfläche von Microsomen keine Grenze gegeben ist, die zu einer Zerlegung des Aster in zwei verschiedenwertige Bereiche berechtigt. Dabei kann ich die Vermutung nicht unterdrücken, dass diese „Microsomenstraten“ überhaupt Kunstprodukte seien, die beim Abtöten der Zellen unter gewissen Bedingungen zu Stande kommen, einigermassen vergleichbar vielleicht den *Frommann*'schen Linien, die bei der Silberbehandlung der Nervenfasern auftreten und trotz ihrer äusserst regelmässigen Schichtung doch auch nicht einer wirklichen Struktur der Nervenfasern entsprechen.

Darüber also kann kein Zweifel sein, dass der Ausdruck Attraktionssphäre in seiner ursprünglichen Bedeutung als allgemein anwendbarer Terminus unhaltbar ist. Auch scheint gar kein Bedürfnis vorzuliegen, den in manchen Fällen durch ein Stratum grösserer Microsomen abgegrenzten Teil der Strahlenkugel — vorausgesetzt, dass dieses Verhalten im Leben überhaupt besteht — mit einem besonderen Namen zu belegen. Da nun überdies der Ausdruck „sphère attractive“ allgemein als ein unglücklicher anerkannt wird, so ist es wohl am geratensten, ihn ganz aufzugeben.

Vielfach wird neuerdings die Bezeichnung „Astrosphaere“ gebraucht; von einigen Autoren wohl im Sinn der *van Beneden*'schen sphère attractive, von anderen für den gesamten Strukturcomplex, der vom Centrosoma als seinem Mittelpunkt abhängig erscheint. Diese letztere Verwendung dürfte, ganz abgesehen von dem oben Gesagten, auch deshalb die richtigere sein, weil *Mark* (41), der meines Wissens den Namen „astral sphere“ zum ersten Mal angewendet hat, damit die ganze aus den radialen Fibrillen zusammengesetzte Kugel bezeichnet hat. Auf Grund dessen, was wir seither über die Schicksale dieser Strahlenkugel kennen gelernt haben, würde ich den Begriff Astrosphaere demnach definieren als denjenigen

Complex, der sich im Umkreis des Centrosoma als etwas der Substanz oder Structur nach Spezifisches von dem indifferenten Protoplasma unterscheiden lässt. Astrosphaere wäre also das gesamte auf ein Centrosom centrierte Strahlensystem, sowie die eventuellen Entstehungs- oder Umwandlungsformen oder Reste dieses Strahlensystems, wie sie sich in manchen Zellen auch während des Ruhezustandes nachweisen lassen.

Auch in diesem Sinn ist die Astrosphaere kein dauerndes Zellenorgan. Man braucht nur einmal die unangenehme Erfahrung gemacht zu haben, dass sich die spezifische Umgebung eines Centrosoma vollständig rückbilden kann, so dass unter Umständen dieses Körperchen selbst gar nicht mehr aufzufinden ist, oder umgekehrt, die schwachen kaum wahrnehmbaren Spuren verfolgt zu haben, in denen sich eine Astrosphaere anlegt, um hierüber klar zu sein. Damit soll natürlich nicht bestritten werden, dass z. B. in Fällen, wo die Zellteilungen unmittelbar auf einander folgen, die Astrosphaere in veränderter Form continuierlich erhalten bleibt, wie ich das ja selbst beschrieben habe; oder dass auch in gewissen für lange Zeit ruhenden Zellen dauernd ein solcher spezifischer Hof um die Centrosomen oder strahlige Strukturen bestehen können. Aber es gibt „nackte“ Centrosomen, die direkt von gewöhnlichem indifferentem Protoplasma umgeben sind.

Unter diesen Umständen fragt es sich, ob es denn vielleicht eine spezifische Substanz der Zelle sei, welche sich zu gewissen Zeiten als Astrosphaere um die Centrosomen arrangiert. Ich glaubte die Frage bejahen zu dürfen und schlug für diese Substanz den Namen „Archoplasma“ vor.

Gegen diesen Archoplasma-Begriff führt *Heidenhain* (p. 646 ff.) einen heftigen Kampf. Schon früher hat er sich, wie er sagt, lebhaft gegen die darin enthaltene Aufstellung gewehrt, und in dem neuen Werk ist dieser Angelegenheit ein eigenes Kapitel gewidmet. Es scheint mir nicht unnütz, darauf näher einzugehen. Ich habe den Terminus „Archoplasma“ vorgeschlagen, als die Untersuchung dieser Dinge sich noch in den ersten Stadien befand, und für ein bestimmtes Objekt: die Eier und Blastomeren von Ascaris megalocephala. Das Motiv für die Aufstellung war

der Nachweis, den ich hier geführt zu haben glaube, dass die radialen Fädchen, die man längst von sich teilenden Zellen kannte, auch während der Zellenruhe, freilich in anderer Form, fortbestehen, nämlich in Gestalt einer körnigen Substanz [1]), die sich unter Umständen in der ganzen Zelle verbreiten kann. Ich hatte angegeben, dass sich die spezifische Natur dieses bald körnigen bald fädigen „Archoplasma" an den Ascariden-Eiern durch eine Reaktion auf Pikrin-Essigsäure nachweisen lasse. „Wirkt diese Säure-Mischung in bestimmter Weise auf die Eier von Ascaris megalocephala ein, so verquellen alle Bestandteile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fädchen, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vakuolisierten durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und des Archoplasmas sich erhält." Es ist dazu übrigens gar nicht gerade Pikrin-Essigsäure nötig. Denn auch die anderen Autoren, soweit sie, mit anderen Methoden, von diesen Verhältnissen überhaupt etwas gesehen haben: *van Beneden* und *Neyt* (3) und neuerdings *V. Herla* (32, Fig. 60), zeichnen auf den entsprechenden Stadien genau die gleichen körnigen Kugeln ohne Spur einer radialen Struktur und deutlich gegen aussen abgegrenzt.

Ich halte es nun von vorneherein nicht für statthaft, dass ein Autor eine Angabe für ein bestimmtes Objekt, ohne dieses Objekt zu kennen, lediglich auf Grund anderwärts gewonnener Resultate als irrtümlich nachweisen will [2]). Wir kennen doch zur Genüge eine ziemliche Variabilität in Sachen der Kern- und Zellteilung, um davon abstehen zu müssen, von einem Punkt aus allgemein gültige Gesetze zu proklamieren. Ueberdies aber kann ich die Gründe, die *Heidenhain* gegen meine Beweisführung geltend macht, keineswegs anerkennen und muss bemerken, dass er gerade nur einen Punkt aus derselben herausgegriffen hat, dem er, nicht ohne Sophistik, glaubt beikommen zu können, während er alles andere einfach ignoriert.

Da ich nämlich angegeben habe, dass bei jener Reaktion auf Pikrin-Essigsäure gewisse Bestandteile der Zelle fast voll-

---

[1]) Die einzelnen Körnchen — Microsomen — können vielleicht durch Fädchen dauernd mit einander in Verbindung stehen. Zu sehen ist davon jedoch nichts.

[2]) Besonders weit geht dieses nicht scharf genug zu bekämpfende Verfahren, durch Beobachtungen an einem Objekt Angaben für ein ganz anderes widerlegen zu wollen, bei *F. Reinke* (44).

kommen zerstört werden, worauf es eben beruhe, dass nun das unveränderte Archoplasma besonders gut und, da es nicht zerstört wird, als spezifische Substanz zu erkennen sei, meint *Heidenhain*, es würden (pag. 649) „durch die Pikrin-Essigsäure, zunächst grosse Teile der Zelle vollkommen zerstört und es bleibe lediglich derjenige Anteil des Protoplasma übrig, der so wie so ungemein dicht gebaut ist und dem Herzudringen der Reagentien die relativ grössten Schwierigkeiten bereiten muss." Er habe die gleiche „Reaktion" an Leukocyten durch 1%ige Chromsäure zu Wege gebracht. Nun bitte ich aber meine Abbildungen zu vergleichen, ob hier „grosse Teile der Zelle vollständig zerstört sind und nur ein gewisser Anteil des Protoplasma übrig geblieben" ist. Es ist denn doch ein grosser Unterschied, ob grosse Teile der Zelle zerstört oder ob gewisse Bestandteile derselben zerstört, bezw. verquollen sind. Ich bitte ferner Fig. 51 Tafel III zu betrachten, wo in einem Ei, das in der Conservierung der Zellsubstanz fast wie ein lebendes aussieht, die gleichen körnigen Kugeln zu sehen sind, wie bei jener nach *Heidenhain* so verderblichen Wirkung der Pikrin-Essigsäure.

Die ganze Vorstellung aber, dass es sich bei der Darstellung des Archoplasma nur um eine besondere Dichtigkeit centraler Teile einer im Uebrigen mit den peripheren Teilen ganz identischen Substanz handle, und dass die Darstellung demnach darauf beruhe, dass jene dichten Teile allein verschont bleiben, ist eine reine Fiktion. *Heidenhain* stellt die Sache nämlich so hin, als hätte ich das Archoplasma nur in Gestalt dichterer centraler Massen im Umkreis der Centrosomen nachgewiesen und ignoriert ganz, dass ich es in gewissen Stadien in Gestalt von Körnern durch die ganze Zelle zerstreut gefunden (Fig. 30, Taf. II), in anderen in Gestalt radialer Fädchen gleichfalls die ganze Zelle durchsetzend gefunden habe. Meine Methode zerstört somit durchaus nicht die zarten Teile und verschont nur dichtere Massen, sondern sie conserviert von der fraglichen Substanz die feinsten Feinheiten. Wenn ich also auf gewissen Stadien, mit *van Beneden* und *Neyt*, die Substanz contrahiert und nicht durch die ganze Zelle verbreitet vorfinde, so sehe ich keinen Grund, warum gerade dieser Zustand als Kunstprodukt anzusehen wäre.

Heidenhain sagt (pag. 647): nicht die Substanz ist eine spezifische, sondern nur ihre Anordnung zu radiären Systemen.

Gerade dies muss ich für Ascaris bestreiten. Ich habe ja diese Anordnung zu radiären Systemen auf gewissen Stadien gleichfalls in ganz typischer Ausbildung gefunden und ich glaube Schritt für Schritt den Nachweis geführt zu haben, dass die radiären Systeme sich aus den nicht radiär gebauten Körnerkugeln entwickeln und wieder in solche zurückkehren.[1] Da sich also die radiären Systeme einmal erhalten haben, warum sollen sie das andere Mal immer und ausnahmslos zu Grund gegangen sein? Es ist dies schon dadurch vollkommen auszuschliessen, dass die verschiedenen Zustände streng mit bestimmten Stadien des Teilungsprozesses zusammenfallen. Hier kann an die Erklärung, die verschiedenen Bilder beruhten auf einer verschiedenen Einwirkung des Reagens, nicht gedacht werden. Und ich betone nochmals: die Resultate von *van Beneden* und *Neyt* und die neuen Angaben von *Herla* stimmen in diesem Punkt mit den meinigen völlig überein.

Es trifft demnach gar nicht auf meine Darstellung, wenn *Heidenhain* (pag. 676) bei Besprechung dieser von mir beschriebenen körnigen Strukturen sagt: „Allein hier kommt die Reaktion mit der Pikrin-Essigsäure und von der fädigen Struktur der centrierten Systeme ist nichts zu sehen.“ — O nein, die Reaktion mit der Pikrin-Essigsäure kommt bei allen meinen Präparaten, auch bei denen mit schönster Strahlenfigur; und wenn also — in Uebereinstimmung meiner Befunde mit denen der anderen Autoren — auf einem bestimmten Stadium von den radiären Systemen niemals etwas zu sehen ist, so denke ich, man kann hier unmöglich anders schliessen, als dass sie eben nicht da sind. Und so bleibt also nur übrig, dass bei Ascaris, im Gegensatz zu *Heidenhain*'s Ausspruch, die Substanz spezifisch ist und nicht die radiäre Struktur.

[1] Ich erwähne, obgleich es für die diskutierte Frage kaum von Belang ist, dass *van Beneden* und *Neyt* nur die centralen Parthieen der Asteren aus der körnigen Kugel (sphère attractive) hervorgehen lassen, die peripheren Teile der Radien sollen aus dem Protoplasma gewissermassen anschiessen. Damit wäre die spezifische Natur der Körnerkugel und also des Archoplasmas gleichfalls constatiert. Ich muss jedoch bei meiner früheren Darstellung bleiben, für die ich auch genügende Beweise vorgebracht zu haben glaube, wohingegen *van Beneden* und *Neyt* neben einigen Photographien, die mehr für meine Auffassung sprechen, von den fraglichen Stadien nur mehr oder weniger schematisierte Bilder geben, die ich nicht als beweisend anerkennen kann.

Wenn ich mit diesen meinen ersten Erfahrungen das vergleiche, was ich seither durch neue Beobachtungen an verschiedenen Objekten, sowie aus der Literatur kennen gelernt habe, so kann ich nicht zweifeln, dass die Verhältnisse in den meisten Fällen wesentlich andere sind, als im Ei und in den Furchungszellen von Ascaris. Ja, mit Ausnahme von Noctiluca, wo das Archoplasma nach Ishikawa genau den Eindruck jener körnigen Substanz des Ascaris-Eies macht, wüsste ich keinen anderen Fall zu nennen, wo zunächst im Umkreis des Centrosoms eine dichte körnige Kugel besteht, die sich allmählich in das Strahlensystem umwandelt; sondern die Regel ist, dass sich um das Centrosom direkt strahlige Figuren bilden, zuerst verschwommen und beschränkt, dann immer weiter sich ausbreitend und deutlich fädig. Ob diese Verhältnisse mit dem Archoplasma-Begriff verträglich sind, dürfte gegenwärtig kaum zu entscheiden sei. Es wäre sicherlich möglich, dass es sich auch in diesen Fällen um eine spezifische dichtere Substanz handelt, die überall in der Zelle verteilt und für gewöhnlich mit unseren Hilfsmitteln vielleicht gar nicht nachweisbar ist, vor Beginn der Zellteilung aber um die Centrosomen sich sammelt und dabei zu radialen Fäden anordnet. Näher liegt vielleicht die Vorstellung, dass die Radien ganz neue Organisationen sind, die aus dem Substanzengemenge des Protoplasma gleichsam auskrystallisieren. Wenigstens legen mir die Bilder, die ich von den verschiedenen Stadien der Ausbildung einer Astrosphaere neuerdings studiert habe, diese Betrachtungsweise sehr nahe. Auch in diesem Fall wäre kaum etwas dagegen einzuwenden, die Substanz, aus der die Radien bestehen, mit einem besonderen Namen zu belegen. Die geringste Wahrscheinlichkeit kann ich nach eigenen Erfahrungen der Meinung derjenigen Autoren zuerkennen, die die Astrosphaeren lediglich als modificierte Bereiche der allgemeinen dichteren Zellstruktur ansehen, der Art, dass bei der Ausbildung der Strahlen einfach schon vorhandene Fadenstücke oder Netzabschnitte oder Wabenwände sich in radialer Richtung strecken und vielleicht auf Kosten anderer verstärken sollen. Für Ascaris muss ich dies sogar direkt bestreiten; denn hier lässt sich das gewöhnliche Fadenwerk der Zellsubstanz neben den strahligen oder körnigen Archoplasmakugeln als etwas ganz Unabhängiges erkennen und auch unter Umständen vernichten, ohne dass jene anderen Strukturen darunter leiden. Auch an den übrigen mir

bekannten Objekten kann ich die Bilder der Strahlenentstehung und der fertigen Astrosphaeren mit dieser Anschauung nicht in Einklang bringen und muss überdies gestehen, dass ich nirgends in der Literatur einen Beweis für die Identität beider Strukturen oder gar für eine Herausbildung der einen aus der anderen erkennen kann. Eine gewisse strahlige oder streifige Anordnung, wie *Bütschli* (17) sie in sehr interessanter Weise an seinen Schäumen erzielt hat, oder wie sie bereits *Carnoy* (18) durch Dehnung von Zellen hervorrufen konnte, mag wohl an dem Gerüst- oder Wabenwerk des Protoplasma gelegentlich und vielleicht auch gerade während der mitotischen Prozesse zu Stande kommen, ordnen sich ja in Eizellen auch die Dotterkörner zu radialen Reihen an; aber die Asteren mit ihren starken, isolierbaren, vielfach frei endigenden Fäden müssen meiner Meinung nach etwas anderes sein.

Ich gebe gerne zu, dass wir uns hier auf einem noch ganz unsicheren Boden bewegen; befindet sich doch schon der Untergrund für das fragliche Problem, die Kenntnis der allgemeinen Protoplasmastruktur, in einem Zustand von Unsicherheit, um nicht zu sagen Versumpfung, wie er kaum grösser zu denken ist. Man vergleiche darüber das neueste Referat *Flemming*'s in *Merkel* und *Bonnet*'s Jahresbericht. Ich glaube auch wohl, dass man den Terminus Archoplasma entbehren kann, und ich meinerseits lege nicht den geringsten Wert darauf, dass er erhalten bleibt. Aber dass die substanzielle Spezificität der hiermit bezeichneten Zellenteile w i d e r l e g t sei, kann ich nicht finden; auch nicht, wenn ich schliesslich untersuche, auf welche Befunde sich die Auffassung *Heidenhain*'s und sein Kampf gegen den Archoplasma-Begriff richtet. Es sind die ruhenden Leucocyten, deren Protoplasmastruktur ihm als Ausgangspunkt dient. Er glaubt für diese Zellen annehmen zu dürfen, dass das Protoplasma dauernd einen radiären Bau besitzt; von dem Centrosom strahlen in dichter Häufung feine achromatische Fädchen gegen die Zellenoberfläche aus. Diese mit Microsomen besetzten Fibrillen nennt *Heidenhain* Zellenfäden und identificiert sie mit den „Fila“ des *Flemming*'schen Mitoms. Mit welchem Recht, vermag ich weder aus seiner Darstellung noch aus seinen Abbildungen zu entnehmen. An den letzteren sehe ich isolierte radiale Fädchen, genau wie auf gewissen Stadien in den Ascaris-Eiern; warum sie nicht wie hier von besonderer Art und also „Archoplasma-

Fädchen" sein sollen, kann ich nicht einsehen. Es mag wohl sein, dass dieser Befund nicht zur Aufstellung des Archoplasmabegriffes führen könnte; aber *Heidenhain* sucht ja die Berechtigung dieses Begriffs zu widerlegen. Dazu dürften aber seine Argumente doch zu schwach sein.

Wie diese Angelegenheit aber auch einst zu entscheiden sein wird, Eines halte ich schon jetzt für vollkommen erwiesen: mag die Substanz der Astrosphaeren-Radien eine spezifische sein und sich als eine spezifische während der Zellenruhe erhalten oder nicht — die Anordnung zu strahligen Kugeln, die fädige. Struktur, ist sicher nichts Dauerndes; sie geht für gewöhnlich nach der Teilung vollständig zu Grunde, um bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung als etwas ganz Neues wieder zu erstehen

Aber gerade das ist es freilich, was meinem Gegner nicht passt; der „Archoplasmabegriff" würde ihn, glaube ich, nicht so sehr irritieren, aber dass es Stadien gibt im Zellenleben und gar bei der Vorbereitung zur Teilung, wo keine centrierten Radien-Systeme vorhanden sind, wo die „organischen Radien" nicht an der Zellenoberfläche inserieren, das möchte er nicht gelten lassen. Denn auf diese Insertion hat er eine grosse Theorie cellulärer Mechanik gebaut, die ich nicht ohne Widerspruch lassen kann.

3. Heidenhain's cellular-mechanische Theorie.

Heidenhain geht bei Entwicklung seiner Theorie von der Protoplasma-Struktur der Lymphzellen aus. Wie oben schon erwähnt wurde, glaubt er annehmen zu dürfen, dass von dem Centrosom dieser Zellen in dichter Häufung gegliederte Zellenfäden als dauernde Strukturen nach der Oberfläche laufen und hier in gleichen Abständen dauernd festgeheftet sind Das Centrosoma dient mithin einer grossen Anzahl radiär gerichteter contraktiler Zellenfäden als Insertionsmittelpunkt (pag. 498). *Heidenhain* kommt dann weiter zu dem Resultat, dass diese Zellenfäden, die er „organische Radien" nennt, alle in sich gleich gebaut sind, dass sie bei gleicher physiologischer Spannung die gleiche Länge aufweisen würden,

und er bezeichnet diese Hypothese als das „Prinzip der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien“ (pag. 502). Auf Grund der von ihm vorausgesetzten Fadenanordnung und dieses Princips glaubt er nicht nur eine Reihe von Beziehungen zwischen Zell- und Kernform, Stellung von Kern und Centrosoma in den Leukocyten erklären zu können, sondern es liefert ihm dasselbe auch neue Aufschlüsse über die Mechanik der Mitose. So erklärt er auf diese Weise das Auseinanderrücken der durch Teilung entstandenen Centrosomen, das Zustandekommen der regulären zweipoligen Strahlenfigur und einiges Andere.

Ich bemerke zunächst, dass ich mich mit einem Teil dieser Auseinandersetzungen, soweit sie sich auf das „Prinzip der ursprünglichen Identität[1]) der organischen Radien“ beziehen, völlig einverstanden erklären kann. Ja, wenn ich das, was ich auf Seite 102 im zweiten Heft der Zellen-Studien gesagt habe, wieder durchlese, so meine ich, dass dort schon jenes Prinzip für die beiden Radiensysteme der ersten Furchungsspindel mit ganz klaren Worten formuliert ist, und dass ich es durch die vorausgehenden Darlegungen sogar weit besser begründet habe, als *Heidenhain* dies auf Grund des „Phaenomens der concentrischen Kreisfiguren“ vermocht hat.

Was neu ist an *Heidenhain's* Theorie, das ist die Aufstellung, dass die radiären Zellenfäden der Leukocyten dauernde contraktile Bildungen sind, dass sie als solche dauernd in gleichmässigen Abständen an der Zellenoberfläche inseriren und dass der Kern, was sich hieraus von selbst ergibt, in dieses Fadenwerk unter Auseinanderbiegung einer Anzahl von Radien gewissermassen hineingesteckt ist.

Ueber die thatsächlichen Grundlagen dieser Annahmen, soweit sie zunächst auf sichtbaren Zellstrukturen beruhen, hat sich jüngst *Drüner* in seinen ausgezeichneten: „Studien über den Mechanismus der Zellteilung“ ganz eingehend ausgesprochen. Ich stimme mit seiner Kritik der Bilder, auf die *Heidenhain* sich stützt, im Wesentlichen überein, so dass ich auf seine Abhandlung verweisen kann. Nur das, wie mir scheint, unanfechtbare Re-

---

[1]) Die Einschaltung: „der Länge“ halte ich für überflüssig und eher für störend.

sultat dieser kritischen Untersuchung setze ich hieher: 1) *Heidenhain*'s Bilder liefern für die Annahme einer dauernden Insertion der radiären Zellenfäden in gleichen Abständen an der Zellenoberfläche keine genügenden Anhaltspunkte. Ueberhaupt ist es sehr fraglich, ob solche ausgedehnte Radiensysteme, wie sie *Heidenhain* abbildet, als ein reguläres Vorkommniss bei Leukocyten angesehen werden können. 2) Der nach *Heidenhain's* Annahme notwendige bogenförmige Verlauf der durch den Kern auseinandergespreizten Radien um den Kern herum existirt nicht, ist wenigstens an keiner Abbildung *Heidenhain's* zu constatieren; wohl aber liefert dieser Autor selbst Bilder, die dieser Annahme widersprechen.

Also zu sehen ist von dem postulierten Verhalten nicht viel. Nun ist ja nichts dagegen einzuwenden, dass ein Autor gewisse Annahmen macht, wenn er mit denselben im Stande ist, eine Gruppe scheinbar unabhängiger und heterogener Erscheinungen einheitlich zu erklären. *Heidenhain* hat auch in der That einen solchen Versuch gemacht, indem er die Stellung des Centrosoma im Zellkörper und zum Kern, sowie die Polymorphie des Kerns der Leukocyten gemeinsam aus jenen Annahmen erklären zu können glaubt. Durch äusserst sorgfältige Analyse einer grossen Zahl von Einzelfällen ist es ihm gelungen, in diesen Formen- und Stellungsverhältnissen eine gewisse nicht zu bezweifelnde Gesetzmässigkeit nachzuweisen, die man folgendermassen wird formulieren können: 1) das Centrosoma des Leukocyten sucht die Mitte des Zellkörpers einzunehmen, 2) der Kern hat die Tendenz, sich an die Peripherie zurückzuziehen und — unter gewissen Einschränkungen — hier seine Masse möglichst allseitig zu verteilen, woraus die bekannte Ringform der Kerne und alle möglichen Annäherungsformen an dieselbe resultiren. So dankenswert mir nun der Nachweis einer solchen Gesetzmässigkeit zu sein scheint, so wenig kann ich die Erklärung, die *Heidenhain* auf Grund der oben reproducierten Annahmen für dieselbe gibt, als richtig anerkennen. Oder mit anderen Worten: ich kann nicht finden, dass durch die aufgeführten Stellungsgesetze jene in keiner Weise durch sichtbare Strukturen gestützten Annahmen über das Verhalten der organischen Radien gerechtfertigt seien, sondern glaube im Gegenteil zeigen zu können, dass gewisse Formen des Kerns mit *Heidenhain's* „Spannungsgesetz“ direkt unverträglich sind. Bei dieser Mög-

lichkeit, die *Heidenhain*'sche Theorie aus seinen eigenen Abbildungen zu widerlegen, kann ich über die allgemeinen Einwendungen, die gegen dieselbe zu machen sind, ziemlich kurz hinweggehen.

Was zunächst die centrale Stellung der Centrosoma im Zellkörper anlangt, so kann dieselbe für sich allein die Annahme eines von allen Seiten auf das Centrosoma ausgeübten Fibrillenzuges nicht rechtfertigen. Denn wo wir etwas Genaueres über die Erscheinung, dass das Centrosoma den Mittelpunkt der Zelle einzunehmen sucht, wissen, z. B. bei der Wanderung des Sperma-Centrosoma im Seeigel-Ei, kann an eine Erklärung durch Zug gar nicht gedacht werden; vielmehr spricht manches dafür — und diesen Standpunkt hat jüngst auch *Drüner* vertreten — dass die gesetzmässigen Stellungen der Centrosomen in der Zelle und zu einander auf einer Art Propulsionskraft ihrer Radien, also gerade auf einem dem *Heidenhain*'schen Prinzip entgegengesetzten beruhen.

Wenn nun *Heidenhain* weiterhin erklärt, dass seine Annahmen die Polymorphie des Kerns verständlich machen, so ist hiezu zu bemerken, dass die auffallendste Erscheinung der Polymorphie: die Durchschnürungen der Kerne in mehrere Stücke mit feinsten langausgezogenen Verbindungsfäden, gänzlich unerklärt geblieben sind, und ich wenigstens wüsste auch nicht, wie sie aus dem Spannungsgesetz, selbst unter der weiteren Annahme einer lokalen Fibrillenkontraktion, erklärt werden könnten. Es scheint mir also von vornherein sicher, dass bei dem Formenwandel des Kerns andere Ursachen die wichtigste Rolle spielen, und es trifft nicht ganz zu, wenn *Heidenhain* angibt, dass seine Hypothese die Polymorphie erklären könne. Thatsächlich beschränkt er sich auch auf eine Erläuterung gewisser Umformungen des ursprünglich als Kugel zu denkenden Kerns. So sieht er zunächst (pag. 509) als u n m i t t e l b a r e F o l g e w i r k u n g der Fibrillenspannung „jene kleinen Dellen oder Abflachungen der sonst convex gewölbten Kernmembran an, welche sich so überaus häufig in nächster Nachbarschaft der Sphaere am Kern finden.“ Hier liegt jedoch ein Irrtum vor; nach *Heidenhain's* Spannungsgesetz allein sind solche Einbuchtungen u n m ö g l i c h und ihr häufiges Auftreten spricht also gegen seine Erklärung. Für die weiteren Umgestaltungen des Kerns zu den charakterischen gekrümmten Wurstformen hat er denn auch eine Hilfsannahme

nötig, dass nämlich (pag. 510) irgend eine Gruppe von Radien aus irgend welchen Ursachen das Uebergewicht erhält, wie das ja sehr leicht möglich sei. Allein wenn einmal angenommen wird, dass „irgend eine Gruppe" der Radien sich für sich allein besonders stark contrahiren kann, dann müssen sehr viele andere Stellungsverhältnisse von Centrosoma und Kern möglich sein und wenn solche nach *Heidenhain*'s Angaben nicht vorkommen, so ist die weitere Hilfsannahme zu machen, dass immer nur solche Fibrillengruppen sich contrahieren, die zum Kern bestimmte Lagebeziehungen haben und unter diesen wieder solche, die symmetrisch auf den Kern einwirken. Dies ist aber eine Complication von Annahmen, die mit Rücksicht auf den fast gänzlichen Mangel thatsächlicher Grundlagen den erklärenden Wert der Theorie sehr zusammenschrumpfen lässt.

Man kann jedoch von allen diesen Einwendungen ganz absehen, man kann ausser Betracht lassen, dass eine Reihe von Vorfragen unerledigt geblieben sind, man braucht nicht darauf aufmerksam zu machen, dass unter den Bildern, die Flemming (23) von Leukocyten gibt, mehrere sind, die sich kaum mit *Heidenhain's* Annahmen vereinigen lassen; — man kann sich vielmehr mit der Thatsache begnügen, dass *Heidenhain* selbst Abbildungen gegeben hat, die die Unhaltbarkeit seiner Theorie ohne Weiteres beweisen. Das sind die Figuren 10, 21, 31 und 34, wo er Querschnitte durch die charakteristischen Hufeisenkerne vorführt. Sein Spannungsgesetz verlangt unter allen Umständen, dass der Querschnitt eines solchen Kerns in der Richtung der organischen Radien verlängert ist; denn diese drücken auf ihn ungefähr senkrecht zu ihrer eigenen Richtung und müssen ihn zwingen, nach der Richtung, wo kein Widerstand ist, d. i. in radialer Richtung nach Innen und Aussen auszuweichen. Und wenn nun in Wirklichkeit die Kernquerschnitte annähernd kreisrund sind, ja bei manchen der auf den organischer Radien senkrecht stehende Durchmesser der grösste ist (Fig. 34), so folgt daraus mit vollkommener Sicherheit, dass *Heidenhain's* Annahmen nicht zutreffen. —

Dass nun weiterhin die auf solcher Grundlage sich aufbauenden Vorstellungen über die Mechanik der Karyokinese zum mindesten ebenso unbegründet sind, kann nicht Wunder nehmen. Genau genommen ist es auch nur eine einzige Er-

scheinung, die *Heidenhain* mit seinen Prinzipien erklären kann, nämlich das Auseinanderweichen der Tochtercentrosomen zu ihrer symmetrischen Stellung in den Polen der karyokinetischen Figur. Indem er auch hier sein Spannungsgesetz anwendet und weiterhin annimmt, dass bei der Teilung der Centrosomen jede Hälfte die Hälfte der organischen Radien auf sich übernimmt, lässt sich eine Ueberführung seines Ruhestadiums der schematischen Figur 85 in eine Anordnung, wie sie etwa dem Schema Fig. 87 B entspricht, in der That erklären. Dass mit dieser Möglichkeit allein noch nichts geleistet ist, ist selbstverständlich, und es fragt sich also: geht die Entwicklung der karyokinetischen Figur wirklich so vor sich, dass diese Erklärung zulässig erscheint? *Heidenhain* bezieht sich auch hier zunächst auf die Leukocyten; allein da die Annahmen, die er für diese Zellen im ruhenden Zustand macht, nicht stichhaltig sind und da er von sich teilenden Leukocyten nichts mitteilt, auch keine Abbildungen davon gibt, muss man sich an das halten, was von anderen Zellen über diese Phasen der Mitose bekannt ist. Alles dies aber scheint nur gegen *Heidenhain*'s Erklärungsversuch zu sprechen.

Fürs Erste ist die Grundannahme eines dauernden Bestandes und einer dauernden Insertion der „organischen Radien“ am Centrosoma und an der Zellenoberfläche nirgends bewiesen und kann für die meisten untersuchten Zellen ausgeschlossen werden. Speziell in jenem Stadium, wo die Tochtercentrosomen auseinanderweichen, kann es für viele Zellen als völlig sicher betrachtet werden, dass kein Radius die Oberfläche erreicht. Lasse ich auch die Ascaris-Eier hier ausser Betracht, deren körnige Kugeln im Umkreis der Centrosomen etwas Ungewöhnliches zu sein scheinen, und halte ich mich nur an das, was ich sonst von jenen Stadien der Centrosom-Teilung gesehen habe, oder was in der Literatur darüber vorliegt, so sind die Verhältnisse, die man dabei wahrnimmt, nicht anders zu deuten, als dass zu dieser Zeit die Radiensysteme — dieser spezifischen Anordnung nach — sich gänzlich neu bilden. Zuerst sieht man nur im nächsten Umkreis des noch einfachen oder schon geteilten Centrosoms verschwommene unregelmässig strahlige Strukturen, erst nach und nach greifen sie weiter hinaus und gehen unter allmählichen Uebergängen in die äusserst regelmässigen aus scharf abgesetzten und isolierbaren Fäden zusammengesetz-

ten Strahlenkugeln über. Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass ich mich auch der Ansicht *Heidenhain*'s, wonach die Radien am Centrosoma inserieren sollen, nicht ausschliessen kann. Zu sehen ist davon jedenfalls nichts. Das Centrosoma liegt vielmehr als ein ringsum wohl begrenzter, vielleicht stets von einem radienfreien Raum umgebener Körper da. Wenn sich die fertig ausgebildete Strahlenkugel — nach den Zugwirkungen ihrer Fädchen zu urteilen — als ein im Centrum zusammengehaltenes, in sich verfertigtes System darstellt, so scheint mir das darauf zu beruhen, dass sich die Radien selbst im Umkreis des Centrosoma zu einer einheitlichen Bildung vereinigen, aus der dieses Centralorgan weggenommen werden könnte, ohne dass sich in den mechanischen Verhältnissen etwas ändern würde.

Enthält das oben Gesagte schon genügende Gründe gegen *Heidenhain*'s Erklärungsversuch, so ist ein weiterer Einwand der, dass nach seinen Vorstellungen bei der Spaltung des einheitlichen Radiensystems in zwei ein äusserst charakteristischer und in seiner Form genau bestimmbarer, der Spaltungsebene entsprechender Defekt auftreten müsste, in Gestalt eines radienfreien Doppelkegels, mit den beiden Centrosomen als Spitzen und einer im zugehörigen Aequator die Zellenoberfläche erreichenden Ebene als gemeinsamer Basis. Auch in den Fällen, wo eine Centralspindel entsteht, müsste dieser Defekt aufs Deutlichste sichtbar sein. Nirgends aber finde ich etwas dem Entsprechendes. Woher endlich die Fädchen stammen, die wir einstweilen bei der Karyokinese als die wichtigsten ansehen müssen, diejenigen nämlich, welche sich an die Chromosomen anheften, dies bleibt bei *Heidenhain*'s Annahme ganz unaufgeklärt.

Direkt unverträglich aber mit seiner Hypothese sind die Thatsachen, die wir über die Ortsveränderungen der Radiensysteme im Zellkörper kennen. Die beiden Strahlenkugeln verhalten sich — wenigstens auf gewissen Stadien — nicht wie Systeme rings befestigter im Centrum verknüpfter Fäden, sondern wie frei bewegliche, fast möchte ich sagen: schwimmende (schwebende) Körper, die als Ganzes höchst beträchtliche Verlagerungen erleiden können. Hier sind vor allem diejenigen Fälle von Wichtigkeit, wo, wie bei der Richtungskörperbildung, die Achse der karyokinetischen Figur aus tangentialer in radiale Stellung übergehen kann. Nach *Heidenhain*'s Annahmen ist die

Stellung eines dicentrischen Radiensystems eine unabänderliche, eine solche Drehung der dicentrischen Figur wäre also nach seinem Spannungsgesetz ganz unmöglich.

Von allen diesen Thatsachen nimmt *Heidenhain* keine Notiz; nirgends finde ich bei ihm Rücksicht auf das, was wir direkt von den lebenden Zellen wissen, nirgends merkwürdiger Weise Berücksichtigung dessen, was uns die Beobachtung des Lebens einigermassen ersetzen kann: die Verfolgung der verschiedenen Entwicklungsstadien, welche die Zellstrukturen durchlaufen, an einer möglichst lückenlosen Serie von Präparaten. Sondern auf die Strukturen, die ihm Schnitte von in Sublimat gehärteten ruhenden Zellen darbieten, baut er seine celluläre Mechanik auf; die Unveränderlichkeit des Zellenleichnams wird ihm zur Starrheit der Organisation, und an die Stelle des Studiums der Umwandlungsvorgänge tritt deren Construction a priori.

Dieses Verfahren zeigt sich am Stärksten in den Abschnitten über die Protoplasmastruktur und die „Microcentren“ der Riesenzellen. Hier werden Annahmen auf Annahmen gehäuft und Dinge als gesicherte Resultate hingestellt, für die ich auch nicht die Spur eines Beweises zu entdecken vermag. Und ich gestehe, dass ich immer wieder verblüfft die Abbildungen durchgesehen und mich gefragt habe, wie solche Präparate zu solchen Folgerungen führen können.

Wenn ich dies alles so scharf betone, so geschieht es einmal des überaus sicheren Tones wegen, mit dem *Heidenhain* alle diese Dinge vorträgt, sodann aber, weil in einem sonderbaren Gegensatz zu dieser Forschungsweise die Beurteilung steht, die *Heidenhain* den Bestrebungen anderer Autoren zu Teil werden lässt. So sehe ich mich genötigt, einiges von diesen Urteilen, soweit es auf meine eigenen Arbeiten Bezug hat, hier einer näheren Betrachtung zu unterziehen.

4. Die Theorie der Insertionsmittelpunkte und die Theorie der materiellen Herrschaft.

In *Heidenhain*'s Abhandlung ist das XVII. Capitel der Frage nach der physiologischen Bedeutung der Centrosomen gewidmet. Der Autor bekennt sich hier als Schüler *E. van Beneden*'s, der als Begründer einer „Theorie

der Insertionsmittelpunkte“ den richtigen Weg gezeigt habe zur Erklärung cellulärer Mechanik. Neben dieser Theorie gibt es aber nach *Heidenhain* noch eine zweite, die er als die „der materiellen Herrschaft“ der Centrosomen bezeichnet. Diese Theorie, die sich damit befasst, „auf das zu spekulieren, was man nicht beweisen kann“ (pag. 668), soll in voller Breite in meinen Arbeiten zu finden sein (pag. 676); und da überhaupt kein anderer Name als der meinige als Vertreter derselben genannt ist und also die ziemlich verächtliche Beurteilung, die die „Theorie der materiellen Herrschaft“ von *Heidenhain* erfährt, sich als gegen meine Erklärungsversuche gerichtet darstellt, so möge man mir gestatten, einiges zu meiner Verteidigung zu sagen.

Wenn mich *Heidenhain* als den Urheber der „Theorie der materiellen Herrschaft“ der Centrosomen anführt und *E. van Beneden* als dem Begründer der „Theorie der Insertionsmittelpunkte“ gegenüberstellt, so kann ich nicht umhin, vor allem zu erklären, dass *van Beneden* überhaupt keine Theorie der bei der Kern- und Zellteilung wirkenden Kräfte aufgestellt hat. *Van Beneden* hat mit dem Scharfblick, der alle seine Untersuchungen auszeichnet, den Gedanken ausgesprochen, dass die Bewegungserscheinungen in der Zelle auf der Thätigkeit contraktiler Fibrillen beruhen, und dieser Gedanke hat sich, wie mir scheint, als ein fruchtbarer erwiesen. Aber von irgend welchem Beweis für die Richtigkeit jener Annahme finde ich bei *van Beneden* nichts. Speziell von den karyokinetischen Erscheinungen hat *E. van Beneden* zwar eine einzige Phase: das Auseinanderweichen der Tochter-Chromosomen mit dem genannten Princip zu erklären versucht; allein er hat sie, wie ich aus seinen eigenen Abbildungen nachweisen konnte, falsch erklärt.

So hat also der belgische Forscher wohl den Satz aufgestellt: „Dans notre opinion tous les mouvements internes, qui accompagnent la division cellulaire, ont leur cause immédiate dans la contractilité des fibrilles du protoplasme cellulaire et dans leur arrangement en une sorte de système musculaire radiaire, composé de groupes antagonistes.“ Aber über diese Behauptung geht seine Leistung auf diesem Gebiet durchaus nicht hinaus, und es scheint mir hiefür die Bezeichnung „Theorie“ keineswegs am Platz zu sein.

Komisch aber ist an diesem Sachverhalt, dass jene „Theorie der Insertionsmittelpunkte“, welche *Heidenhain* mit Unrecht dem belgischen Forscher zuschreibt und die er als Gegensatz zu meinen Anschauungen proclamiert und verficht, von mir wirklich so weit ausgestaltet worden ist, dass man hier vielleicht von einer Theorie sprechen könnte, obgleich ich auf diese Bezeichnung meines Erklärungsversuches nie Anspruch erhoben habe. Aber ich habe es doch wenigstens zum ersten Mal unternommen, die Erscheinungen der Kernteilung, soweit es sich um passive Bewegungen der Chromosomen handelt, aus dem Formenwandel der centrierten Systeme und ihren nachweisbaren Verknüpfungen mit anderen Bestandteilen der Zelle mechanisch abzuleiten. In strengster Anlehnung an das, was in den Präparaten zu sehen ist und unter Hinzuziehung lehrreicher abnormer Fälle vermochte ich eine Reihe von Bewegungserscheinungen der Chromosomen verständlich zu machen und ich glaube vor allem die für das ganze Problem weitaus wichtigsten Phasen: die allmähliche Entstehung der karyokinetischen Figur, worüber bis dahin nur sehr unzureichende Beobachtungen — von *van Beneden* übrigens gar keine — vorlagen, in einer Weise aufgeklärt zu haben, dass danach der eigentliche Kernteilungsakt fast als notwendige Folge der aus jenem Aufbau sich ergebenden Constitution der Teilungsfigur erscheint. Das Contraktionsbestreben als identisch zu denkender von zwei Centren ausstrahlender Radien und die nachweisbare Insertion derselben an den Chromosomen und an der Zellmembran, das waren in der Hauptsache die Momente, auf der die ganze Erklärung beruht, die sonach genau dem entspricht, was *Heidenhain* als „Theorie der Insertionsmittelpunkte“ bezeichnet hat.

Was ich schon damals betonte, wiederhole ich auch hier: dass ich das Unvollkommene und Mangelhafte dieses Erklärungsversuches sehr wohl fühle; immerhin darf ich mit Befriedigung constatieren, dass meine Bestrebungen auf diesem Gebiet anderen Autoren zur Grundlage weiteren Fortschrittes geworden sind. Ich habe hier vor allem die schon mehrfach erwähnten ausgezeichneten Untersuchungen *Drüner*'s im Auge, der für Amphibien-Zellen die vor allem von *Flemming* (24) und *Hermann* (33) begonnene Analyse der karyokinetischen Figur beträchtlich gefördert und daraufhin die Mechanik des Teilungsvorganges in

einer, wie mir scheint, äusserst befriedigenden Weise aufgeklärt hat. Gerade dass hier in mancher Hinsicht andere Verhältnisse bestehen als an meinem Untersuchungsobjekt, welche Unterschiede, wie ich schon früher darlegte (11, pag. 9 und 119, Anmerkung) auch eine andere Mechanik zur Voraussetzung haben müssen, und dass es nun doch gelang, hier wie dort die gleichen Grundprinzipien als zulässig zu erkennen, die Differenzen aber aus den besonderen Bedingungen der beiderlei Zellenarten zu erklären, erhöht mir die Sicherheit, dass der eingeschlagene Weg im grossen Ganzen der richtige gewesen ist.

Die wesentlichste Besonderheit in den mechanischen Verhältnissen bei der Teilung der von *Drüner* untersuchten Zellen liegt in der Rolle, welche die hier zur Entwicklung kommende Centralspindel spielt. Die Ergebnisse, die *Drüner* hierüber gewonnen hat, sind höchst interessant, und überhaupt gewährt das Zustandekommen der Teilungsfigur, wie er es an einer Reihe vorzüglicher Abbildungen klar legt, die erfreulichsten Einblicke in das wunderbare Getriebe cellulärer Bewegungsvorgänge. Auch die Vorstellungen, die *Drüner* über die Wirkung der wachsenden und peripher nicht befestigten Radien entwickelt, dass sie nämlich durch ihre Ausbreitung einen Druck ausüben [1]) und somit Lageveränderungen sowohl der Centrosomen wie auch der Kernteile bewirken, scheinen mir sehr wertvoll zu sein zur Erklärung vieler Stellungsverhältnisse und wohl von allgemeiner Gültigkeit.

Allein dass nach wie vor eine Reihe von Erscheinungen übrig bleibt, die jeder Erklärung spotten, darf nicht verschwiegen werden. Ich nenne nur die nächstliegenden. Wie die Strahlenfiguren im Umkreis der Centrosomen sich bilden, durch welche Kräfte die Centrosomen zuerst von einander wegbewegt werden, (denn sie sind in vielen Fällen beträchtlich entfernt, ohne dass dies auf Expansion von Radien zurückgeführt werden kann), wie die Formveränderungen des Zellkörpers und besonders der Vorgang der Protoplasmateilung erklärt werden muss, das bleibt völlig unklar. Zwar hat *Drüner* nach den schematischen Figuren von *van Beneden* und *Neyt* auch über diesen letzten

---

[1]) Aehnliche Ideen, wenn auch in ihrer Anwendung der Hauptsache nach durchaus verfehlt, hat schon *Watasé* geäussert.

Punkt gewisse Aufschlüsse zu geben versucht, und es ist ja ein sehr naheliegender und verlockender Gedanke, hiefür gleichfalls Contraktionen gewisser Radien verantwortlich zu machen, wie auch *Heidenhain* dieses Moment zur Erklärung der Einschnürung des Zellenkörpers heranzieht. Es muss jedoch bemerkt werden, dass die Bilder auf Tafel VI bei *van Beneden* und *Neyt* ausdrücklich als Schemata bezeichnet sind und dass z. B. der vielfach herangezogenen Fig. 1 dieser Tafel sicherlich keine Realität zukommt. Es ist hievon weder auf den entsprechenden Figuren der Tafel I noch an den der Abhandlung beigegebenen Photographien etwas zu sehen; mir selbst, der ich seit meiner Publication noch manches neue Präparat von Ascaris-Eiern untersucht habe, ist niemals etwas Derartiges zu Gesicht gekommen und auch die Abbildungen von *van Beneden*'s Schüler *Herla* lassen nichts davon erkennen. Wenn man aber alles überblickt, was über die Radienanordnuug bei der Teilung des Zellkörpers bekannt ist, so kommt man, meiner Meinung nach, zu dem Resultat, dass bei diesem Vorgang ganz andere Kräfte wirksam sein müssen, von denen wir eben noch gar nichts wissen.

Die Aufstellung dieser vorläufigen Grenzen unserer Einsicht war es offenbar, die *Heidenhain* veranlasst hat, mich zum Urheber der Theorie einer mystischen „materiellen Herrschaft“ der Centrosomen zu stempeln. In dem Vorwurf, den er mir hiedurch machen will, kommt eine von der meinigen prinzipiell verschiedene Denkweise zum Ausdruck, worüber ein Paar Worte nicht unnütz sein dürften. Ich habe die Worte „Herrschaft“ und „beherrschen“ von den Centrosomen in der That an verschiedenen Stellen gebraucht; der Zusammenhang, in welchem ich sie angewendet habe, lässt, glaube ich, keinen Zweifel, wie diese Ausdrucksweise gemeint war. Eine solche Stelle, in deren Zusammenhang das Wort beherrschen vorkommt, hat *Heidenhain* citiert. Es handelt sich um die Ueberführung der einen Astrosphaere (Archoplasmakugel) in zwei. Hierüber heisst es in meiner Abhandlung (pag. 70): „Die Lagebeziehungen zwischen Archoplasma und Centrosomen involvieren einen dynamischen Zusammenhang zwischen beiderlei Bildungen, der sich ganz allgemein etwa folgendermassen formulieren lässt: Das Centrosoma übt auf das in der Zelle enthaltene Archoplasma eine Attraktion aus der Art, dass es, um

sich selbst als Centrum, diese Substanz zu einer dichten körnigen Kugel contrahiert. Nach diesem Satz ist die Teilung der ursprünglich einheitlichen Archoplasmamasse die einfache Folge des Vorhandenseins und Auseinanderrückens zweier gleich stark wirkender Centrosomen. Wären drei solche Körperchen vorhanden, so müsste sich das Archoplasma in drei Kugeln spalten. So lange die beiden Centrosomen einander dicht benachbart sind, fallen ihre Wirkungssphären zum grössten Teil zusammen und bedingen im Archoplasma nur eine geringe Abweichung von der Kugelgestalt. Je mehr sie sich von einander entfernen, umso kleiner wird der gemeinsame Bereich der beiden Sphaeren, umso schärfer die Einschnürung des Archoplasmas zur Bildung zweier kugeligen Hälften, bis diese sich endlich vollkommen von einander loslösen.“ Und in kurzer Zusammenfassung des hier Ausgeführten sind die Centrosomen weiter unten als körperliche Centren bezeichnet, welche das Archoplasma beherrschen.

Eine andere Stelle, die noch deutlicher ist, findet sich auf pag. 131. Hier heisst es: „Wenn ich auch den vorstehenden Beobachtungen über das Zustandekommen der Zellteilung keinerlei Angaben hinzufügen kann über die Kräfte, welche diese Zerlegung bewirken, so scheint mir doch wenigstens d a s E i n e mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden zu können, dass die Teilung der Zellsubstanz in irgend welcher Weise von den beiden Centrosomen abhängig ist. Gibt sich ein solcher Einfluss dieser Centren auf die Zerlegung des Zellkörpers besonders klar in jenen unten zu betrachtenden pathologischen Fällen zu erkennen, wo mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind, so spricht sich derselbe doch auch schon in dem normalen Verlauf der Teilung recht deutlich aus, darin nämlich, dass die Teilungsebene stets genau die Verbindungslinie der beiden Centralkörperchen senkrecht halbiert. . . . . . (pag. 132). Solange über die Art dieses Einflusses keine bestimmten Aufschlüsse zu erlangen sind, wird man sich mit der allgemeinen Vorstellung begnügen müssen, dass jedes in einer Zelle vorhandene Centrosoma in einem gewissen Umkreis eine gewisse nicht näher zu bestimmende Herrschaft über das Protoplasma ausübt.“

Das ist also, wie mir scheint, nicht „Spekulation auf Dinge, die man nicht beweisen kann“, sondern g e n a u d a s G e g e n t e i l: das Eingeständnis des Autors, dass es ihm bei diesen

Vorgängen nicht möglich gewesen ist, über die treibenden Kräfte etwas zu ermitteln, und dass er es für zwecklos hält, sich über diese Kräfte, ohne dass das Objekt selbst bestimmte Anhaltspunkte an die Hand gibt, in freien Phantasien zu ergehen. Dagegen sollten jene Sätze dazu dienen, das Bestehen einer — ihrer Natur nach einstweilen nicht erkennbaren — Abhängigkeit zu constatieren, und sie enthalten den Versuch, diese Abhängigkeit in eine vorläufige Formel zu bringen. Es sollte, genauer gesagt, ein Ausdruck gefunden werden für eine Gesetzmässigkeit, die sich in den Beziehungen zwischen den Centrosomen und dem Archoplasma (den Strahlenfiguren) und zwischen den Centrosomen und der Protoplasmateilung unter verschiedenen Bedingungen wiederholt.

Dass solche Formulierungen zur Methode der Naturforschung gehören, dürfte nicht zu bezweifeln sein; ob sie mir gelungen sind, und nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen noch brauchbar, ist eine Frage für sich. Immerhin scheint es mir, dass man auch heute noch die Centrosomen als Attraktionscentren für das Archoplasma bezeichnen dürfe und dass die Gesamtheit der Beziehungen, die wir bei der Entstehung und bei der Teilung der Radiensysteme unter normalem und abnormem Verlauf, bei der Zellteilung und bei der Befruchtung, constatieren können, einstweilen nicht besser als durch diese Formel ausgedrückt werden kann.

Heidenhain legt mir (pag. 676) die Frage vor, warum denn zwei durch Teilung entstandene Centrosomen auseinanderrücken [1], warum sie nicht neben einander liegen bleiben? Ja, ich weiss es nicht; und da ich für das Zustandekommen dieser Bewegung eine Anzahl von Möglichkeiten sehe und jedenfalls noch viel

[1]) *Heidenhain* erwähnt bei dieser Gelegenheit, dass nach meiner eigenen Meinung eine abstossende Kraft zwischen den Centrosomen nicht anzunehmen sei. Es ist dies jedoch nicht ganz richtig. Ich habe wohl für die Centrosomen der fertigen Spindel gesagt, dass für die Annahme einer abstossenden Kraft zwischen ihnen kein Grund vorliegt, keineswegs aber habe ich dies für jenes Stadium behauptet, wo die aus der Teilung hervorgegangenen Schwestercentrosomen sich auseinanderbewegen. Ja ich bin, auf Grund der Polyspermie-Erscheinungen, wirklich geneigt, für gewisse Stadien eine auf bestimmte Entfernungen wirksame abstossende Kraft zwischen allen in einer Zelle vorhandenen Centrosomen anzunehmen, mag nun diese Abstossung auf Druckwirkung der Radien oder auf etwas anderem beruhen.

mehr bestehen, und da andererseits an den Präparaten nichts zu finden ist, was für eine derselben spräche oder die anderen ausschlösse, so warte ich einstweilen, bis uns neue Erfahrungen etwas in dieser Frage Entscheidendes zuführen. *Heidenhain* dagegen erklärt einfach: die beiden Centrosomen werden durch Zug der an ihnen und an der Zellmembran festgehefteten organischen Radien auseinandergeführt. Dass von der Fadenanordnung, welche bei diesem Vorgang auftreten müsste, nirgends etwas zu sehen ist, scheint für ihn nicht in Betracht zu kommen. Ja, er geht sogar soweit, von mir zu sagen (pag. 675): „Dieser Autor hätte nach seinen ausgezeichneten Erfahrungen während der späteren Stadien der Mitose, so dächte ich, auch für die früheren eine fädige Struktur des centrierten Protoplasmas oder seines „Archoplasmas" voraussetzen können." Dieses „Voraussetzen" bezeichnet genau die ganz verschiedene Auffassung, die wir beide von der Aufgabe des Naturforschers haben; denn ich bin der Meinung, dass, wenn ich eine Bewegung durch Zug contraktiler Fibrillen erklären will, ich diese Fibrillen nicht voraussetzen darf, sondern wirklich nachgewiesen haben muss.

Heidenhain bringt endlich gegen meine Auffassung der Centrosomen als Attraktionscentren den Einwand, dass nach dieser Anschauung, wenn an den einen Pol zwei Centrosomen zu liegen kommen, doch hier eine stärkere Attraktionswirkung und also eine stärkere Archoplasmaansammlung zu Stande kommen müsse, was nicht der Fall sei. Hier möchte ich nun fragen, woraus *Heidenhain* denn schliesst, dass dies nicht eintrete; denn mir ist kein Fall bekannt, dass beim Vorhandensein dreier Centrosomen zwei davon zu einem Pol werden und es wäre also erst die Constatierung eines solchen Ereignisses abzuwarten.

Ich weiss wohl, dass *Heidenhain* hier erwidern wird, er habe ja für die Leukocyten den Nachweis geführt, dass zwei, ja unter Umständen vielleicht drei Centrosomen zu einem Spindelpol werden können. Allein selbst in diesem Punkt, wo es sich um Feststellung eines Thatbestandes zu handeln scheint, muss ich widersprechen und behaupten, dass *Heidenhain* nur durch Verwirrung bisher gültiger Begriffe zu dieser Aufstellung gekommen ist.

5. Ueber den Begriff des Centrosoma.

Wir stehen vor der Frage, was man unter einem Centrosom zu verstehen habe. *Heidenhain* hat diese Frage in einem besonderen Kapitel erörtert und eine Definition des Centrosoma aufgestellt, die in erster Linie auf seinen Resultaten über diese Gebilde bei den Leukocyten beruht. Die Schlüsse, die er aus seinen an diesen Zellen gewonnenen, an sich ganz ausgezeichneten Beobachtungen zieht, stehen mit dem, was man bisher über die Centrosomen wusste oder zu wissen glaubte, in den wesentlichsten Punkten im Widerspruch. Hielt man es bisher für feststehend und für eine der wichtigsten Erkenntnisse, dass die Zweiteilung des Centrosoma die erste Vorbereitung zur Zellteilung sei, indem in den so geschaffenen zwei Körperchen die Centren der beiden zu bildenden Tochterzellen gegeben seien, so erfahren wir nun, dass die Vermehrung der Centrosomen mit der Zellteilung in gar keinem unmittelbaren Verhältnis steht. Liess man bisher die beiden Tochtercentrosomen unter Vermittlung eines Hantelstadiums aus dem Muttercentrosom entstehen, so versichert *Heidenhain*, dass er dies für völlig irrtümlich halte. Und endlich, war man bisher der Ueberzeugung, dass ein Spindelpol dadurch bestimmt und bedingt sei, dass hier ein Centrosom liege, so behauptet *Heidenhain*, dass hier auch zwei oder drei vorhanden sein können, so dass also unter Umständen eine sich neu bildende Zelle ihre Existenz bereits mit drei Centrosomen beginnt.

Woher nun diese Umwälzung in scheinbar gesicherten Resultaten und diese ganz neuen Einsichten? Einfach daher, dass *Heidenhain* das, was man nach dem bisherigen Gebrauch als Centrosoma bezeichnen müsste, Microcentrum nennt und die Bezeichnung Centrosom auf gewisse Inhaltskörper des bisherigen Centrosoms überträgt, die nun in der That sich so verhalten, wie er es angibt.[1])

---

1) Dass *Heidenhain* später unter „Microcentrum" wieder etwas gänzlich anders zu Beurteilendes versteht, wodurch die Verwirrung gar auf den Höhepunkt gebracht wird, darauf komme ich unten zurück.

Was berechtigt aber zu diesem Verfahren, einen in bestimmtem Sinn gebrauchten Namen von dem Ding, das damit gemeint war, wegzunehmen und auf etwas anderes neu Entdecktes zu übertragen? [1])

Hiezu scheint für *Heidenhain* vor allem der Umstand massgebend zu sein, dass er der Meinung ist, der bisherige Begriff des Centrosoms vertrage sich nicht mehr mit den neueren und speziell mit seinen eigenen Erfahrungen. Einen gewissen Anschein von Berechtigung erhält diese Meinung dadurch, dass es sich in den einzelnen Fällen, wo Centrosomen genauer beschrieben worden sind, offenbar um Gebilde von verschiedener Constitution handelt. *Heidenhain* glaubt nun, dass allen diesen Dingen, sei es in der Einzahl oder in der Mehrzahl ein gleiches, morphologisch nicht mehr teilbares Element zu Grunde liege, welches er vor allem dadurch für charakterisiert hält, dass es eine spezifische Affinität für die Haematoxylineisenfarbe besitze. Diesem Element vindiciert er den Namen Centrosoma.

Ich würde nun — worauf ich unten zurückkomme — selbst für den Fall, dass diese spezifisch färbbaren *Heidenhain*'schen Granula überall nachweisbar wären, es für unrichtig halten, auf diese Dinge ohne weiteres, lediglich nach dem angeführten Criterium, den Namen „Centrosomen“ zu übertragen.

Allein davon einstweilen abgesehen, so gering auch unsere Erfahrungen über die Constitution der im Centrum der Astrosphaeren gelegenen Bildungen gegenwärtig noch sind, so lässt sich doch jetzt schon behaupten, dass die *Heidenhain*'sche Definition nicht für alle Fälle Geltung hat. Zum Beweis brauche ich nur an das zu erinnern, was ich oben über die Centrosomen des Seeigel-Eies mitgeteilt habe. Hier erscheint bei der Haematoxylin-Eisenfärbung, selbst wenn dieselbe noch gar nicht auf's äusserste differenziert ist, im Centrum einer jeden Astrosphaere der ersten Furchungsspindel eine grosse blasse Kugel, in der, durchaus nicht constant, ein schwarzes Gerüstwerk von verschiedener Anordnung und Dichtigkeit nachweisbar ist. Selbst

[1]) Vgl. hiezu Seite 637 bei *Heidenhain*, wo sich der Autor darüber beklagt, dass „viele Autoren es für vollkommen überflüssig halten, die histologischen Begriffe in präciser Weise ihrer ursprünglicher Geltung nach anzuwenden“.

wenn man annehmen wollte, dieses Gerüst sei stets vorhanden und nur in manchen Präparaten durch zu starke Extraktion verschwunden, so wüsste ich nicht, wie man dieses Schwammwerk oder Fädchenwerk unter den *Heidenhain*'schen Centrosom-Begriff bringen wollte. Centrosom kann eben nur die ganze grosse Kugel samt allen unter Umständen in derselben vorhandenen Differenzierungen sein.

Wenn schon diese Thatsache allein der *Heidenhain*'schen Aufstellung widerspricht, wonach das Centrosom ein scharf umgrenztes, solides spezifisch färbbares Körperchen sei, welches morphologisch nicht mehr zusammengesetzt sein dürfe, so ist noch hinzuzufügen, dass die Bestimmung: „morphologisch nicht mehr zusammengesetzt" überhaupt die unglücklichste ist, die sich finden lässt. Denn dieser Ausdruck kann doch nichts anderes heissen. als dass das fragliche Gebilde für unsere gegenwärtigen Hilfsmittel homogen erscheint. Wenn bessere Hilfsmittel in *Heidenhain*'s schwarzen Körnchen abermals noch kleinere Gebilde zur Differenzierung kommen lassen, so müsste der Name „Centrosom" auf diese übergehen.

Ergibt sich hieraus, dass die *Heidenhain*'sche Definition des Centrosoma nicht allein mit dem bisherigen Usus in Widerspruch steht, sondern überdies ausser Stande ist, alle Einzelfälle zu umfassen, so fragt es sich nun: Ist denn der geltende Centrosombegriff wirklich ein so verschwommener, dass damit, wie *Heidenhain* meint, nicht zurecht zu kommen ist?

Der Autor hält sich, um diese Unbrauchbarkeit darzulegen, an die Beschreibung, die *van Beneden* von dem corpuscule polaire des Ascaris-Eies gegeben hat. Der belgische Forscher sagt von demselben in seiner letzten Abhandlung, dass es aus einem Haufen von Körnchen (amas de granulations) gebildet sei. Diese Angabe über die feinere Constitution nennt *Heidenhain* den „*van Beneden*'schen Centralkörperbegriff" und hat nun freilich nicht Unrecht, wenn er sagt, dass damit schwer zurecht zu kommen sei. Aber ist denn dies wirklich der geltende oder auch nur der *van Beneden*'sche Centralkörperbegriff, und jene Charakterisierung des Ascaris-Centrosoma als Körnchenhaufen die Definition dazu? Wenn jemand von einem bestimmten Tisch sagt, derselbe sei aus Holzstücken zusammengesetzt, hat

er dann den Begriff Tisch definiert als eine Vereinigung von Holzstücken?

Hier liegt, wie mir scheint, eine Unklarheit vor, und man wird auf andere Weise versuchen müssen zu entscheiden, was unter einem corpuscule central oder Centrosom zu verstehen sei. Ausser Betracht muss bei dieser Beurteilung bleiben, was etwa früher als Definition des sog. „Polkörperchens“ der Spindel aufgestellt worden sei mag. Mit der Entdeckung dieses Körperchens als einer Differenzierung der sog. Kernspindel, was zunächst nur eine an sich völlig wertlose Thatsache constatiert, von der gleichen Bedeutungslosigkeit etwa, wie der von mir erbrachte Nachweis eines Centralkorns in dem grossen Ascaris-Centrosoma. Der Begriff des „Centralkörperchens“ oder „Centrosoma“ stammt aus dem Jahr 1887, als gleichzeitig *van Beneden* (3) und ich (7, 8) jenes Körperchen als dauerndes Zellenorgan nachweisen und seine hohe Bedeutung für die Kern- und Zellteilung aufdecken konnten.

Wir haben beide unterlassen, eine Definition des Centrosoma zu formulieren. Immerhin könnte eine solche sowohl aus den Erörterungen von *van Beneden* und *Neyt*, als auch aus meiner Darstellung (8), nachdem in den wesentlichen Punkten volle Uebereinstimmung herrschte, leicht abstrahiert werden.

Ich möchte dies nun zunächst nachträglich thun, um danach zu untersuchen, ob sich nicht auch *Heidenhain*'s Befunde dieser Definition unterordnen lassen.

Unter Centrosoma verstehe ich ein der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommendes distinktes dauerndes Zellenorgan, das, durch Zweiteilung sich vermehrend, die dynamischen Centren für die Entstehung der nächst zu bildenden Zellen liefert.

Hiezu werden noch einige Erläuterungen nötig sein.

1. Die Definition enthält im Gegensatz zu der *Heidenhain*'schen keine Angabe über die Constitution des Centrosoma. Denn gerade in diesem Punkt, den *Heidenhain* überall in den Vordergrund stellt, herrscht noch die grösste Unsicherheit. Wenn ich zurückgehe auf die Arbeit von *van Beneden* und *Neyt* und die meinige über das Ascaris-Ei, so gehen schon unsere Resultate für dieses eine Objekt weit auseinander. *Van Beneden* be-

zeichnet das Centrosom als einen Haufen von Körnchen; ich finde es auf den Stadien, wo es am grössten und am leichtesten zu analysieren ist, als eine homogene Kugel mit einem winzigen Centralkorn. Es ist die Meinung ausgesprochen worden, dass dieses centrale Korn dem *van Beneden*'schen corpuscule central gleichwertig sei, mein Centrosom aber der Astrosphaere zugehöre. Dagegen darf ich wohl auf meine Abbildungen verweisen, welche in getreuer Zeichnung darstellen, wie das kleine Korn wirklich nur eine centrale Differenzierung einer auf's Deutlichste begrenzten Kugel ist, die sich von der Astrosphaere auf's Schärfste abhebt; wobei noch zu beachten ist, dass ich in continuierlichen Uebergängen die Ausbildung des grossen Centrosoma aus einem viel kleineren Korn und ebenso die Rückkehr in ein solches verfolgen konnte. Ueberdies ist das zu gewissen Zeiten sichtbare Centralkorn etwas so winzig kleines, dass es nur gerade mit den besten Linsen noch wahrgenommen werden kann, wogegen *van Beneden*'s corpuscule central doch immer ein ansehnliches Körperchen ist und wenigstens auf gewissen Stadien mit der Grösse der von mir abgebildeten Centrosomen völlig übereinstimmt. Einigermassen ist die Differenz bezüglich der Grösse wohl daraus zu erklären, dass *van Beneden* und *Neyt* gerade von den Stadien, wo ich das Centrosom am grössten finde — denen der Spindelentstehung — keine Abbildungen gegeben haben. Im übrigen aber kann ich mir die Unterschiede nur aus verschiedener Conservierung erklären; ich will dabei gar nicht entscheiden, welche Bilder dem lebenden Zustand näher kommen, wenn ich auch zu den meinigen, nachdem sie mit den übrigen Umwandlungen während der Teilung so streng parallel gehen, einstweilen das grössere Vertrauen habe. Aber Eines dürfte aus der Verschiedenheit unserer Resultate zu schliessen sein, dass die Centrosomen nicht resistente Dinge sind, die mit Leichtigkeit dem lebenden Zustand entsprechend conserviert werden können, sondern im Gegenteil sehr empfindliche Gebilde; und dass also bei Beurteilung von Präparaten die grösste Vorsicht geboten erscheint.

Dass *Heidenhain*'s Charakteristik der Centrosomen als sehr kleiner Granula nicht durchgängig zutrifft, beweisen meine Resultate am Seeigel-Ei; desgleichen, dass ein Centrosom nicht überall durch Eisenhaematoxylin schwarz gefärbt wird. Auch für Ascaris möchte ich bezweifeln, dass die Centrosomen, wie

ich sie in gewissen Stadien gefunden habe, sich durch und durch schwarz färben. Ich habe zwar für dieses Objekt noch keine Erfahrungen mit der Eisenfärbung, es ist aber gegenwärtig im hiesigen zoologischen Institut Herr *A. von Klinckowström* von Stockholm mit dem Studium der Centrosomen von anderen Nematoden-Eiern beschäftigt, für die sich ganz ähnliche Verhältnisse ergeben, wie bei Ascaris. Die Centrosomen sind auf gewissen Stadien zu grossen Kugeln mit einem winzigen centralen Korn aufgequollen, und nur dieses Korn bleibt an guten Eisenhaematoxylin-Präparaten schwarz.

Daraus ergibt sich aber weiterhin, dass das, was sich im Centrum einer Astrosphaere schwarz färbt, keineswegs „das" oder „ein Centrosoma" sein muss. Ich halte es einstweilen für ganz unbewiesen, dass das schwarze Korn, welches man im Centrum der Astrosphaeren mit der *Heidenhain*'schen Färbung so vielfach darstellen kann, überall direkt das Centrosoma ist, wenn es auch in vielen Fällen so sein mag. Dieses Färbungs-Verfahren ist eben im Allgemeinen wohl eine ganz vorzügliche Methode, um an der Stelle, wo ein Centrosoma liegt, etwas Deutliches zur Darstellung zu bringen; damit ist ja auch für die meisten Zwecke genug gethan. Aber eine Methode, die sichere Gewähr dafür bietet, dass „das Centrosom" zur Anschauung gebracht wird, ist die *Heidenhain*'sche Färbung, ganz abgesehen davon, dass das, was sie schliesslich sichtbar macht, je nach der verschiedenen Conservierung des Objekts, sehr wechselnd sein kann, nicht. Ein ungefärbtes Glycerin-Präparat, das die Lichtbrechungsverschiedenheiten der einzelnen Zellstrukturen deutlich hervortreten lässt, kann in dieser Hinsicht weit zuverlässiger sein, als ein Eisenhaematoxylin-Präparat in Canadabalsam, an dem fast nur Färbungsdifferenzen wahrgenommen werden. Und das Centrosoma ist doch gewiss nicht verpflichtet, sich in Eisenhaematoxylin durchaus schwarz zu färben.

So glaube ich also, dass wir vor der Hand darauf verzichten müssen, Centrosomen durch ihre Constitution oder gar durch ihr Verhalten zu Farbstoffen zu charakterisieren; wir müssen uns damit begnügen, das Centrosom als jene Einheit zu fassen, welche zur Zeit des Bestehens einer Astrosphaere deren Centrum einnimmt, mag es sich nun so oder anders darstellen.

2) Ich habe es in der aufgestellten Definition als ein Charakteristicum für das Centrosoma bezeichnet, dass es der entstehenden *Zelle* in der Einzahl zukommt. Dies steht scheinbar damit in Widerspruch, dass nach mehrfachen Angaben bei verschiedenen Zellen das Centrosoma sich schon auf dem Stadium der Spindel — als Polkörperchen — teilt, so dass also die Zelle, wenn sie sich von ihrer Schwesterzelle abschnürt, bereits zwei Centrosomen besitzt. Es fragt sich dabei freilich noch, ob wir es hier wirklich schon mit zwei selbständigen Centrosomen zu thun haben, ob die zwei Körnchen, die man im Spindelpol findet, nicht lediglich Differenzierungen eines noch einheitlichen Centrosoms sind, welche die Teilung desselben vorbereiten und einstweilen andeuten. Aber auch, wenn dies nicht so sein sollte, würde ich jene Aufstellung festhalten. Denn man kann, meiner Meinung nach, als den Moment der Entstehung einer Tochterzelle sehr wohl das Stadium ansehen, wo die Centrosomen, von ihren Radiensystemen umgeben, durch deren Vermittlung mit je einer Hälfte der sich teilenden Chromosomen in Verbindung getreten sind, und damit genau bestimmt ist, was einer jeden Tochterzelle an essentiellen Bestandteilen zukommen wird. Und so ist jene Fassung wohl gerechtfertigt. Was durch dieselbe einfach ausgedrückt werden soll, ist die sonst nur durch längere Umschreibung klar zu stellende wichtige Thatsache, dass das Centrum der neu zu bildenden Zelle unter allen Umständen zunächst durch ein Centrosoma repräsentiert wird und dass eben diese Einheit es ist, welche bewirkt, dass sich eine neue Zelle um sie bildet. Erst wenn all das fertig ist, was die geregelte Entstehung dieser Tochterzelle aus dem Bestand der Mutterzelle zur Voraussetzung hat und das Centrosoma somit seine Aufgabe bei der Teilung erfüllt hat, kann es sich von Neuem teilen und damit, ehe die Tochterzelle fertig ist, schon die Centrosomen für die Enkelzellen liefern. Teilt es sich vorher, so dass die Zelle bei der Vorbereitung zur Teilung schon mehr als zwei Centrosomen besitzt, so entstehen pathologische Zustände bei der Kernteilung und es bilden sich simultan eine entsprechend grössere Zahl von Tochterzellen, wie dies am schönsten aus den Experimentaluntersuchungen von *O.* und *R. Hertwig* (34, pag. 85 ff.) zu ersehen ist.

3) In dem Vorausgehenden ist eigentlich schon gesagt, dass die in der Definition betonte Zweiteilung die einzige normale Vermehrung der Centrosomen sein kann. Zweiteilung des zunächst einfachen Centrosoma ist die unerlässliche Voraussetzung für eine normale Zellenvermehrung. Und nicht nur dies, sondern es muss auch ein strenger Parallelismus zwischen der Teilung des Centrosoms und der der Zelle bestehen, der Art, dass auf jede neue Centrosom-Teilung eine neue Zellteilung folgt. Bleibt letztere aus, ehe sich die beiden Centrosomen abermals teilen, so entstehen jene oben bereits erwähnten Abnormitäten. Daraus ergibt sich von selbst, dass in einer normalen Zelle nicht mehr als höchstens zwei Centrosomen vorhanden sein dürfen.

4) Die Bezeichnung des durch Teilung entstandenen neuen Centrosoms als dynamisches Centrum für die Entstehung einer neuen Zelle soll die Abhängigkeit der Chromatinverteilung und der Protoplasmadurchschnürung vom Centrosoma ausdrücken. Ich habe über diesen Punkt nichts Neues zu sagen und bitte hierüber das II. Heft meiner Zellen-Studien, besonders auch den letzten Abschnitt: Abnormes und Pathologisches, einzusehen. —

Wenn ich nun mit dieser Definition des Centrosoma *Heidenhain's* neue Befunde vergleiche, die ihn, wie oben gezeigt wurde, zu so abweichenden Aufstellungen geführt haben, so finde ich, dass sich die von ihm mitgeteilten Thatsachen auf's Beste im Rahmen meiner Definition unterbringen lassen.

Es sind zwei Zellenarten, auf die sich *Heidenhain's* Angaben beziehen: die Leukocyten und die Riesenzellen aus dem Knochenmark.

Betrachte ich zuerst die Leukocyten, so ergibt mir *Heidenhain's* Beschreibung, dass hier während der Zellenruhe stets nur ein Centrosoma vorhanden ist. Denn wenn auch *Heidenhain* 2, 3 oder gar 4 färbbare Körner findet, so sind dieselben doch stets durch einen achromatischen Körper zu einer Einheit verbunden. Diese von *Heidenhain* als „Microcentrum“ bezeichnete Einheit ist das Centrosoma, wobei nur noch zu bemerken ist, dass die Gesamtheit der schwarzen Körnchen und ihrer Zwischensubstanz vielleicht nur der nach *Heidenhain's* Me-

thode allein darstellbare Inhalt eines grösseren, vielleicht kugelig begrenzten Gebildes sein könnten, das dann den Namen Centrosom zu führen hätte. Denn die Conservierung mit Sublimat und die Untersuchung in Balsam bürgen nicht dafür, dass hier alles zur Beobachtung gekommen ist, was im Leben vorliegt. Wie dem aber auch sein mag: die für den Begriff des Centrosoms nötige Einheit ist vorhanden. Dies ergibt sich mit vollster Sicherheit daraus, dass dieses sog. Microcentrum sich zur Einleitung der Zellteilung stets in zwei Stücke teilt. Dieser von *Heidenhain* als nebensächlich behandelte Punkt ist von der höchsten Wichtigkeit. Wenn seine „Centrosomen", d. h. die zwei, drei oder vier kleinen Körner das Ausschlaggebende wären, warum bildet nicht jedes einen Pol? Dass dies nicht geschieht, dass im Fall, wo drei vorhanden sind, zwei an einen Pol zu liegen kommen, im Fall von vieren unter Umständen drei, dies beweist, dass ganz unabhängig von jenen Körnern und unbeeinflusst von ihrer Zahl ein mit der Fähigkeit der Zweiteilung ausgestattetes Organ vorliegt.

Man könnte ja zunächst vielleicht daran denken, dass die Entstehung zweier Pole aus einem nicht durch eine spezifische Qualität der die Pole bildenden Substanz, sondern durch andere Kräfte der Zelle bedingt sei; man könnte an Zellenströmungen denken, welche Centren, gewissermassen Wirbel bilden, erst einen, dann zwei, so dass die Körnchen zuerst auf einen Punkt zusammengetrieben, dann auf zwei verteilt würden. Aber wir wissen ja, dass so etwas nicht existiert. Und man braucht nur das classische Beispiel zu nehmen, die Polyspermie des Seeigel-Eies, um sofort zu erkennen, dass es die einfache aktive Zweiteilung ist, wodurch der eine Pol in zwei übergeführt wird.

Damit glaube ich gezeigt zu haben, dass nach dem von *van Beneden* und mir festgestellten Begriff und auch nach allgemeinem Usus das von *Heidenhain* als Microcentrum der Leukocyten beschriebene Gebilde das Centrosoma ist; was *Heidenhain* mit diesem Namen belegt, sind lediglich Einschlüsse (Teile) des Centrosoms. Sie mögen im Uebrigen etwas sehr Wichtiges sein, vielleicht „Centralkörper des Centrosoma", obgleich mir vorläufig eine hohe

Bedeutung dieser Gebilde unwahrscheinlich vorkommt. Sollen sie einen besonderen Namen führen, so ist dieser neu aufzustellen; vielleicht wäre die Bezeichnung „Centriolen“ nicht unpassend.

Heidenhain hat (pag. 636) selbst erwogen, ob man vielleicht sein „Microcentrum“ der Leukocyten unter den Begriff des Centrosoms bringen könnte; er findet aber, dass man dann bei der Histologie der Riesenzellen zu einem Absurdum käme. Ganz im Gegenteil hiezu scheint mir nichts geeigneter zu sein, die Aufstellung des Begriffes „Microcentrum“ ad absurdum zu führen, als gerade *Heidenhain's* Befunde an den Riesenzellen.

In diesen Zellen lassen sich zahlreiche, durch Eisenhaematoxylin färbbare winzige Körnchen nachweisen; es können über Hundert sein. Sie liegen häufig in einer mehr oder weniger dichten Anhäufung im Centrum der Zelle, aber fast stets finden sich auch periphere Gruppen von einigen wenigen oder auch ganz isolierte weit zerstreut

Heidenhain identificiert diese Körner, die er — hier ganz mit Recht — Centrosomen nennt, mit den schwarz gefärbten Körnern, die er in den Leukocyten darstellen konnte, und wie er hier den Complex derselben als Microcentrum bezeichnet, so fasst er auch die Körnchengruppen in den Riesenzellen unter diesen Begriff. Damit wird aber den Thatsachen Gewalt angethan. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass jedes Centrosom der Riesenzellen genau dem „Microcentrum“ der Leukocyten entspricht, wogegen die „Microcentren“ der Riesenzellen etwas sind, was in einer normalen Zelle überhaupt nicht vorkommen kann.

Dies geht aus folgenden Thatsachen klar hervor. Das Microcentrum der Leukocyten entstammt einem Spindelpol, jedes Centrosom der Riesenzellen gleichfalls; das Microcentrum des Leukocyten liefert durch Zweiteilung zwei neue Pole, das Centrosoma der Riesenzelle auch (*Heidenhain*, pag. 570, 571). Und von einer anderen Seite betrachtet: die zwei, drei oder vier Körner (nach *Heidenhain*: Centrosomen) eines Leukocyten sind Inhaltskörper einer Einheit, die Centrosomen der Riesenzellen sind vollkommen selbständig und stellen gemeinsam niemals eine Einheit dar. Wie sie von 100 getrennten Plätzen aus der rück-

gebildeten karyokinetischen Figur kommen, so können sie auch während der Zellenruhe überall zerstreut liegen. Es zeigt sich zwar eine gewisse Tendenz, sie in der Mitte der Zelle auf einen Haufen zusammenzutreiben, vergleichbar vielleicht den lokalisierten Körnchenanhäufungen einer *Chladny*'schen Klangfigur; aber nicht das Mindeste, was auf irgend eine Zusammengehörigkeit zu einer Einheit schliessen liesse, sei es durch eine nachweisbare Verknüpfung, sei es durch irgend eine alle Körperchen umfassende, nur von einer Einheit ausgehbare Wirkung. *Heidenhain* hat zwar zum Beweis hiefür einen Fall beschrieben, wo die zu einem Haufen vereinten Körperchen zusammen das Centrum einer schwachen Strahlenfigur bilden. Allein es entspricht vollkommen allen sonstigen Erscheinungen der Astrosphaerenbildung, dass eine Mehrzahl von Centrosomen, wenn sie sehr dicht benachbart sind, dadurch, dass ihre Wirkungssphaeren fast zusammenfallen, eine einheitlich kugelige Ausbildung des Radiensystems um sich veranlassen. [1])

Das, was *Heidenhain* bei den Riesenzellen Microcentren nennt, beruht sonach ausschliesslich auf einer Abnormität [2]) dieser

---

1) *Heidenhain*'s Darstellung könnte wohl bei manchem Leser den Eindruck erwecken, dass die einzelnen Centrosomen der Riesenzellen doch in einer gewissen Verknüpfung ständen. Allein alles, was er hierüber beibringt, beruht, wie oben schon betont, auf den willkürlichsten Annahmen. Er findet gelegentlich 3 oder 4 Centrosomen zu einer sog. Nebengruppe vereint. Von diesen behauptet er ohne jeden Grund (pag. 590), dass sie jedenfalls nicht isoliert seien, sondern in einer primären Verknüpfung stehen. Auf diese grundlose Behauptung baut er dann auf (pag. 587), dass auch die Centrosomen der Hauptgruppe in einer direkten organischen Verknüpfung stehen. Als weiteren gänzlich unzureichenden Grund für die Annahme einer Verknüpfung führt er für die Centrosomen der Hauptgruppe das Zusammenrücken im Centrum an. Dabei wird auch die Frage erörtert (pag. 582), wie aus den vielen Radiensystemen bei der Mitose der Riesenzellen, wenn diese wieder rückgängig gemacht wird, ein einheitliches Radiensystem werden kann. Hier wird vermutungsweise von Leitbändern, an denen die Centrosomen hereingezogen werden, von Umklappung der Astrosphaeren zu Kometenformen gesprochen, während von derartigen Dingen nicht die leiseste Spur zu sehen und die allen Erfahrungen entsprechende Erklärung die ist, dass sich die radiären Systeme der Mitose gänzlich rückbilden und das gelegentlich zu beobachtende, vielleicht den Eintritt eines neuen karyokinetischen Prozesses andeutende, einheitliche Radiensystem eine durchaus neue Bildung ist.

2) *Heidenhain* wird wohl sagen, dass die wiederholten rückläufige Mitosen bei den Riesenzellen nicht als etwas „Abnormes" anzusehen seien und er wird

Zellen, dass sie nämlich von Zeit zu Zeit zwar alle Vorbereitungen zur Kern- und Zellteilung treffen, diese aber niemals durchführen. Einer jeden von diesen Vorbereitungen scheint, genau wie in der normalen Zelle, eine Zweiteilung der vorhandenen Centrosomen vorauszugehen, und da diese immer wieder in der gleichen Zelle zusammenbleiben und hier ihre Selbständigkeit bewahren, wächst ihre Zahl so riesig an. Eine grössere oder kleinere Gruppe solcher Centrosomen ist dann für *Heidenhain* ein „Microcentrum".

Während also für die Leukocyten der Begriff des Microcentrums unzulässig ist, indem die so bezeichnete Bildung hier nichts anderes ist, als das Centrosoma selbst, könnte er für die Riesenzellen beibehalten werden. Freilich kann es kaum einen Sinn haben, eine zufällige Gruppe von Centrosomen mit dieser Bezeichnung zu belegen. —

So finde ich also *Heidenhain*'s höchst dankenswerte Ergebnisse an den Riesenzellen, ganz ebenso wie jene an den Leukocyten, in schönster Uebereinstimmung mit dem, was wir sonst überall von dem Centrosoma wissen: dass dasselbe ein vollkommen und stets selbständiges Gebilde ist, das sich — vielleicht die Befruchtung ausgenommen — niemals mit anderen seines Gleichen vereinigt oder zu einer höheren Einheit verbindet; des Weiteren, dass die normale Vermehrung

---

vielleicht gegen meine Behauptung, dass eine normale Zelle nicht mehr als zwei Centrosomen besitzen dürfe, gerade die Riesenzellen in's Feld führen. Nun will ich gerne zugeben, dass, wie *Heidenhain* es ausdrückt, an den Prozess der Mitose in den Riesenzellen gewisse Wachstumsvorgänge obligatorisch geknüpft sind, welche ohne die Erscheinung der Mitose überhaupt nicht stattfinden können und dass darin die Bedeutung der sich wiederholenden nie zur Zell-Vermehrung führenden Mitosen liege. — Ich habe ja selbst schon 1886 (6) bei Erörterung der Frage, warum die Bildung der bedeutungslosen Richtungskörper nicht gänzlich unterdrückt wird, die Anschauung ausgesprochen, dass gewisse Umwandlungen der Zellen so fest an die karyokinetischen Prozesse geknüpft seien, dass sie ohne diese gar nicht zu Stande kommen können, weshalb sich eine Teilung erhalten könne, wenn auch ihr ursprünglicher Zweck, der der Zellvermehrung, in Wegfall gekommen ist. Aber dies schliesst nicht aus, dass wir eine solche Riesenzelle in Bezug auf ihre karyokinetische Teilungsfähigkeit als abnorm bezeichnen müssen; denn wenn wirklich einmal eine der angelegten multipolaren Mitosen zur Teilung führen würde, wäre eine gesetzmässige Verteilung des Chromatins auf die Tochterzellen — worin wir doch den Hauptzweck der Karyokinese erkennen müssen — ganz unmöglich.

der Centrosomen überall durch fortgesetzte Zweiteilung geschieht, mag nun das gesetzmässige Eintreten der Zellteilung jedes Tochtercentrosom einer neuen Zelle zuweisen oder Unterdrückung der Zellteilung alle jeweils bestehenden Centrosomen in einer Zelle zusammenhalten; und endlich, dass die Fortpflanzung des Centrosoma im strengsten Verhältnis steht zur Teilung der Zelle, der Art, dass bei jeder normalen karyokinetischen Zellenvermehrung auf jede Teilung des der Zelle zunächt in der Einzahl zukommenden Centrosoms eine Theilung der Zelle folgt.

Als wesentlich neu an dem, was *Heidenhain* über die Centrosomen ermittelt hat, bleibt sonach nur deren eigentümliche Constitution in den Leukocyten übrig. Was dieselbe zu bedeuten hat und ob darin etwas von allgemeinerer Gültigkeit gefunden ist, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Nachtrag.

Seit dem Abschluss des vorstehenden Aufsatzes sind 3 Arbeiten erschienen, die sich mit der gleichen Frage beschäftigen und über die noch ein paar Worte hier Platz finden mögen. Es sind 3 im Journal of Morphology, Vol. X. Nr. 1 erschienene Abhandlungen:

1) *W. M. Wheeler:* The Behavior of the Centrosomes in the Fertilized Egg of Myzostoma Glabrum, Leuckart;
2) *A. D. Mead:* Some Observations on Maturation and Fecundation in Chaetopterus pergamentaceus, Cuvier;
3) *E. B. Wilson and A. P. Mathews*, Maturation, Fertilization, and Polarity in the Echinoderm Egg.

In vollkommener Uebereinstimmung mit dem, was für die grosse Mehrzahl der untersuchten tierischen Eier constatiert ist, stehen die Befruchtungserscheinungen, die *Mead* bei dem Röhrenwurm Chaetopterus nachgewiesen hat. Das vom Spermatozoon eingeführte Centrosom liefert durch Teilung die beiden Spindelpole, das Ei-Centrosom (inneres Polkörperchen der zweiten Richtungsspindel) degeneriert. Gerade diesen Vorgang konnte *Mead* mit grosser Sicherheit feststellen, und darin liegt ein wesentlicher Fortschritt gegenüber dem bisher hierüber Bekannten. —

Ganz entgegengesetzt sind die Resultate *Wheeler*'s an den Eiern von Myzostoma. Hier lässt sich an dem eingedrungenen Spermakopf keine Spur eines Centrosoma oder auch nur einer Astrosphaere nachweisen, und man kann nach den Abbildungen kaum zweifeln, dass die Pole der ersten Furchungsspindel, wie sonst ausschliesslich vom Spermatozoon, so hier ausschliesslich vom Ei geliefert werden. Es ist dies eine wichtige Thatsache, welche den von mir (8, 14) aufgestellten Satz, dass die Teilungsfähigkeit des befruchteten Eies auf der Einführung eines Sperma-Centrosoma beruhe, erschüttert oder ihm wenigstens allgemeine Gültigkeit raubt.

Die schöne Darstellung *Wheeler's* ist mir auch deshalb von besonderem Interesse, weil hier, ganz ähnlich wie im Ascaris-Ei, die strahlige Astrosphaere der Teilungsfigur in ein körniges „Archoplasma“ übergeht, welches erst zur nächsten Teilung wieder fädige Struktur gewinnt. Hier kann also kaum ein Zweifel bestehen, dass, meiner alten Aufstellung entsprechend, die Substanz der Radien eine spezifische ist.

Am nächsten berührt sich mit meinem vorstehenden Aufsatz die ausgezeichnete Arbeit von *E. B. Wilson* und *Mathews*, indem hier Echinodermen-Eier, und zwar neben denen eines Seesterns die von zwei Seeigelarten (Toxopneustes variegatus und Arbacia punctulata) zur Untersuchung kamen. Ich freue mich constatieren zu können, dass sich die Resultate der beiden amerikanischen Forscher mit den meinigen, wie ich sie 1888 (9) an lebenden und jetzt an conservierten Eiern gewonnen habe, fast Punkt für Punkt decken, so dass ich auf eine eingehendere Besprechung verzichten kann [1]).

Nur in einem Punkt scheint auf den ersten Blick eine wesentliche Differenz zu bestehen. Die beiden Autoren finden an dem Spermakopf bei Seeigeln kein Centrosoma und läugnen auch für die Furchungsspindel die Existenz solcher Körperchen; nach ihrer Darstellung besteht das aus dem Mittelstück hervorgehende Centrum des Spermastrahlung aus Archoplasma, diese Archoplasmamasse teilt sich und so werden auch die Pole der Furchungsspindel nur von 2 Archoplasmakugeln repräsentiert. Ich glaube nun, dass in diesem Punkt meine Ergebnisse etwas vollständiger sind. Denn, wie oben berichtet, konnte ich an dem eingedrungenen Spermakopf im Centrum seiner Strahlung ein sehr deutliches in Eisenhaematoxylin intensiv färbbares Korn nachweisen, und wenn dieses auch, den Darlegungen im allgemeinen Teil gemäss, vielleicht nur eine Differenzierung des Centrosoms sein sollte: an der Existenz eines solchen vom Spermatozoon eingeführten Körperchens kann kein Zweifel bestehen. Handelt es sich also in diesem Punkt wohl um eine geringere Klarheit in den Präparaten von *Wilson* und *Mathews*, so beruht die Differenz in Bezug auf die Pole der fertigen Furchungsspindel lediglich auf einer verschiedenen Be-

[1]) *Wilson* hat überdies nach Beobachtungen an lebenden Eiern sehr wertvolle Angaben über die Achsenverhältnisse des Seeigel-Eies beigebracht.

zeichnungsweise. Die grossen Kugeln, die ich hier Centrosomen nenne, sind für die amerikanischen Forscher Archoplasmen. Ich darf nun, wo es sich um den Begriff des Archoplasma handelt, wohl einigermassen ein Urteil beanspruchen, was hierunter zu verstehen sei, und muss danach sagen, dass *Wilson* und *Mathews* diese Bezeichnung nicht ihrer ursprünglichen Bedeutung nach angewendet haben. Als Archoplasma habe ich die Substanz der Radien, bezw. die Substanz, aus der sich die Radien entwickeln, bezeichnet. Will man also den Archoplasma-Begriff im Seeigel-Ei anwenden, so können nur die Strahlensonnen „Archoplasma“ sein; ihr Centrum aber ist das Centrosoma. Es ist mir sehr wohl erklärlich, wie *Wilson* und *Mathews* zu ihrer Auffassung gekommen sind. Man ist schon so gewohnt, die Centrosomen als sehr kleine in Eisenhaematoxylin färbbare Granula anzusehen, dass eine so grosse, offenbar compliciert structuierte Kugel unter diese Vorstellung nicht recht passen will. Wenn man sich aber an die Bildungen erinnert, für die der Name corpuscule central oder Centrosoma zuerst eingeführt worden ist: die Spindelpolkörperchen des Ascaris-Eies, die von mir als grosse blasse Kugeln, von *van Beneden* als „amas de granulations“ beschrieben worden sind, so wird man zugeben, dass die Verhältnisse im Seeigel-Ei hiemit sehr gut übereinstimmen, mag nun *van Beneden* mit seiner oder ich mit meiner Beschreibung dem natürlichen Zustand näher kommen. Auch das gewaltige Wachstum des Centrosoma von einen kleinen Korn zu der grossen Kugel habe ich ja schon für Ascaris beschrieben. — Nach den Zeichnungen von *Wilson* und *Mathews* zu urteilen, scheinen sich in ihren Präparaten die grosse Centrosomen der fertigen Furchungsspindel lange nicht mit jener Deutlichkeit als schön kugelig begrenzte Bildungen von der Astrosphaere abzuheben, wie in meinen Präparaten, was gleichfalls dazu beigetragen haben mag, dass sie denselben diese Bedeutung nicht zuerkennen wollen. —

Es sollen nun demnächst genaue Zeichnungen nach den Präparaten von Dr. *Lautenbach* und mir veröffentlicht werden, welche, wie ich denke, in diese Verhältnisse definitive Klarheit bringen werden.

Verzeichnis der citierten Literatur.

1. *Balbiani*, Centrosome et »Dotterkern«. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Tom. XXIX. 1893.

2. *E. van Beneden*, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.

3. *E. van Beneden* et *A. Neyt*, Nouvelles recherches sur le fécondation et la divisia mitosique chez l'Ascaride megalocéphale. Bull. Ac. roy. de Belgique. 1887.

4. *H. Blanc*, Étude sur la fécondation de l'ocuf de la Truite. Ber. d. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B. VIII. 1894.

5. *A. A. Boehm*, Die Befruchtung des Forellen-Eies. Sitz.-Ber. der Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. VII. 1891.

6. *Th. Boveri*, Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys. in München. II. 1886.

7. *Th. Boveri*, Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. l. c. III. 1887.

8. *Th. Boveri*, Ueber den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. l. c. III. 1887.

9. *Th. Boveri*, Ueber partielle Befruchtung. l. c. IV. 1888.

10. *Th. Boveri*, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. l. c. V. 1889.

11. *Th. Boveri*, Zellen-Studien, Heft II. Jena 1888.

12. *Th. Boveri*, Zellen-Studien, Heft III. Jena 1890.

13. *Th. Boveri*, Befruchtung. Ergeb. der Anat. u. Entw.-Gesch. I. 1892.

14. *A. Brauer*, Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Abh. d. k. pr. Akad. d. Wiss. 1892. Anhang.

15. *A. Brauer*, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. XXXXII. 1893.

16. *O. Bütschli*, Ueber die sog. Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. d. Naturh.-Med. Ver. zu Heidelberg. N. F. IV. 1891.

17. *O. Bütschli*, Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. l. c. V. 1892.

18. *J. B. Carnoy*, La Cydodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule, tom. I. fasc. 2.

19. *E. G. Conklin*, The Fertilization of the Ovum. Biological Lectures Marine Biol. Lab. Wood's Holl. Boston 1894.

20. *L. Drüner*, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XXIX. N. F. XXII. 1894.

21. *R. Fick*, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. für wiss. Zool. LVI. 1893.

22. *G. W. Field*, Echinoderm Spermatogenesis. Anat. Anz VIII. 1893.

23. *W. Flemming*, Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten, und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat. XXXVII. 1891.

24. *W. Flemming*, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zellen. II. Teil. Arch. für mikr. Anat. XXXVII. 1891.

25. *W. Flemming*, Referat Zelle, in Ergebn. d. Anat. uud Entw.-Gesch. I. 1892.

26. *H. Fol*, Le Quadrille des Centres. Arch. Sciences Phys. et Natur. II. Pér. T. XXV. 1891.

27. *Guignard*, Nouvelles Études sur la Fécondation. Ann. Sciences Natur. Botanique. Tom. XIV. 1891.

28. *M. Heidenhain*, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. für mikrosc. Anat. XXXXIII. 1894.

29. *H. Henking*, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. 50. 1890.

30. *H. Henking*, Dasselbe. II. l. c. 51. 1891.

31. *H. Henking*, Dasselbe. III. l. c. 54. 1892.

32. *V. Herla*, Étude des Variations de la Mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biologie. XIII. 1893, erschienen 1894.

33. *F. Hermann*, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. XXXVII. 1891.

34. *O.* u. *R. Hertwig*, Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.

35. *R. Hertwig*, Ueber die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne (von Ei- und Samenkern) bei den See-Igeln. Sitz.-Ber. d. Ges f. Morph. u. Phys. in München. IV. 1888.

36. *R. Hertwig*, Ueber Befruchtung und Conjugation. Verh. d. deutschen Zool. Gesellsch. 1892.

37. *C. Ishikawa*, Vorläufige Mitteilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluceen Zool. Anz. 1891.

38. *C. Ishikawa*, Ueber die Kernteilung bei Noctiluca miliaris. Ber. d. Naturf. Gesell. zu Freiburg i. B. VIII. 1894.

39. *C. Ishikawa*, Studies of Reproductive Elements. II. Noctiluca miliaris; its Division and Spore-Formation. Journ of the College of Science. Imp. University, Japan. VI. 1894.

40. *Ch. Julin*, Structure et Développement des Glandes Sexuelles; Ovogénèse Spermatogónèse et Fécondation chez Styelopsis grossularia. Bull. Scientif. de la France et de la Belgique. XXV. 1893.

41. *E. L. Mark*, Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Cambridge Mass. VI. 1881.

42. *M. H. Mertens*, Sur la Sphère Attractive dans l'Ovule des Oiseaux. Bull. Soc. Méd Gand 1893.

43. *G. Platner*, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. I—VI. Arch. f. mikr. Anat. XXXIII. 1889.

44. *F. Reinke*, Zellstudien II. Arch. f. mikr. Anat. XXXXIV. 1894.

45. *J. Rompel*, Kentrochona Nebaliae n. g n. sp , ein neues Infusor aus der Familie der Spirochonen, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Kernteilung und dem Centrosoma. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXIX. 1894.

46. *F. Vejdovsky*, Bemerkungen zur Mitteilung *H. Fols:* »Contribution etc.« Anat. Anz. VI. 1891.

G. Baur.
Nov. 26. 95.

Über die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und über die Möglichkeit ihrer Bastardirung.

Von

Th. Boveri.

Mit Tafel XXIV und XXV.

Separat-Abdruck
aus dem
Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen,
II. Band, 3. Heft.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1895.

Über die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und über die Möglichkeit ihrer Bastardirung.

Von

Th. Boveri
in Würzburg.

Mit Tafel XXIV u. XXV.

Eingegangen am 5. August 1895.

Als ich im Jahre 1889 meinen Aufsatz: »Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften« (2) veröffentlichte, war es meine Absicht, dass dieser kurzen Mittheilung mindestens binnen Jahresfrist eine genaue Darstellung meiner Versuche und ihrer Ergebnisse folgen sollte. Verschiedene Umstände haben diese ausführliche Veröffentlichung bis jetzt verzögert. Der erste Grund war der, dass fast das ganze große Material von Larven, das ich Ostern 1889 in Neapel gewonnen hatte, nach einigen Monaten gänzlich unbrauchbar geworden war. Ich hatte die Larven in Glycerin gebracht, weil hier manche Verhältnisse deutlicher hervortreten als an Kanadabalsam-Präparaten, vor Allem aber, um mich der Möglichkeit nicht zu berauben, die Larven jeder Zeit hin und her wenden zu können. Offenbar durch Spuren von Fettsäuren, die in dem Glycerin enthalten waren, wurde das Kalkskelet angegriffen und schließlich vollkommen aufgelöst; und damit waren die für meine Schlussfolgerungen weitaus wichtigsten Charaktere der Larven dahin. Ich hatte zwar Zeichnungen und auch noch Präparate genug, um das, was ich beschrieben hatte, reichlich durch Abbildungen zu illustriren; die Figuren dieser Abhandlung, sämmtlich nach Präparaten aus jener Zeit hergestellt, werden das beweisen. Allein ich gedachte doch nochmals neues Material zu sammeln, und je mehr sich die Gelegenheit hierzu hinausschob, um so mehr festigte sich der Plan, der ausführlichen Darstellung noch verschiedene andere

Versuche und Versuchsanordnungen vorausgehen zu lassen, um womöglich an Stelle des damals geführten indirekten Beweises einen direkten setzen zu können.

Für die Osterferien 1892 und 1893 hatte ich mir den bayrischen Arbeitstisch an der Zoologischen Station in Neapel ausgewirkt, um neben anderen Arbeiten auch diese Versuche wieder aufzunehmen. Das eine Mal verhinderte Krankheit, das zweite Mal meine Berufung nach Würzburg die Ausführung. Damit schob sich eine neue Veröffentlichung über den Gegenstand immer weiter hinaus.

Dieselbe würde auch jetzt nicht erfolgen, wenn nicht vor einiger Zeit MORGAN (8) und kürzlich SEELIGER (9) einen Theil meiner Versuche wiederholt hätten und zu wesentlich anderen Ergebnissen gelangt wären. Nicht das eigentliche Resultat meiner Experimente: dass an einem Organismus, zu dessen Erzeugung ein kernloses Ei verwendet wurde, nur väterliche Eigenschaften zur Entfaltung gelangen, wird von den beiden Autoren bekämpft oder widerlegt, sondern sie bezweifeln oder bestreiten, dass man durch die von mir angegebenen Versuche überhaupt zu einem solchen Resultat gelangen könne, indem schon die nöthigen Vorbedingungen zu dem Hauptversuch nicht erfüllbar seien.

Es wird also im Folgenden meine Aufgabe sein, an der Hand einer genauen Beschreibung meiner Experimente zu untersuchen, in wie weit MORGAN und SEELIGER mit diesem Urtheil Recht haben.

Um vorher noch einmal in Kürze anzudeuten, um was es sich bei meinen Versuchen gehandelt hat, so war die Absicht die, von einer Seeigel-Species kernlose Eier zu gewinnen, sie zu befruchten und festzustellen, ob an den Organismen, die sich etwa daraus entwickelten, nur väterliche oder ob Eigenschaften beider Eltern zur Entfaltung kommen könnten. Zu einem Gelingen dieses Experiments, so dass dessen Resultat als unzweifelhaft gelten konnte, waren verschiedene Vorbedingungen zu erfüllen, die ich bereits in meiner vorläufigen Mittheilung kurz dargelegt habe und die nun nachstehend in einzelnen Abschnitten näher erörtert werden sollen.

1. Über die Entwickelung von Eifragmenten, speciell die Entwickelung von kernlosen Fragmenten.

Um aus einem Seeigel-Ei den Kern zu entfernen, dazu giebt es bis jetzt keine andere Methode als die, nach dem Vorgang von O. und R. HERTWIG (7) eine große Anzahl von Eiern in einem

Reagensrohr heftig zu schütteln. Durch diese mechanische Erschütterung wird die Form der Eier verändert, sie nehmen gewöhnlich zuerst eine langgestreckte Wurstform an und zerfallen dann in der variabelsten Weise in Stücke, die, wie man aus ihrem Aussehen schließen muss, durch diese Procedur gar nicht gelitten haben und nach einiger Zeit aus ihrer zunächst mehr oder weniger unregelmäßigen Form zur Kugelgestalt übergehen. Unter diesen Stücken, in die ein Ei zerfällt, ist das eine oder andere kernlos, und man ist berechtigt, ein solches kernloses Fragment als ein **kernloses »Ei«** zu betrachten, sobald sich feststellen lässt, dass das Eifragment, so gut wie das ganze Ei, alle Qualitäten in sich hat, die zur Entstehung eines normalen Organismus nothwendig sind.

Das Erste also, was untersucht werden musste, war, ob Fragmente von Seeigel-Eiern, bezw. bis zu welcher Kleinheit herab solche Fragmente bei normaler Befruchtung entwickelungsfähig sind, zunächst ganz ohne Rücksicht darauf, ob dieselben einen Kern enthalten oder nicht. Mit anderen Worten: die erste Frage war, ob ein mehr oder minder beträchtlicher Protoplasmaverlust, ob die mechanischen Insulte des Schüttelns, die durch die Fragmentirung etwa gesetzten Verwundungen die Entwickelung schädigen oder nicht.

Diese an und für sich interessante Frage, die in der neueren entwickelungsmechanischen Litteratur eine nicht unbedeutende Rolle spielt, konnte ich dahin beantworten, dass noch aus sehr kleinen Eifragmenten normale, natürlich entsprechend kleinere Larven hervorgehen.

Das Experiment ist äußerst einfach. Man bringt eine große Menge von Seeigel-Eiern — ich benutzte zu diesen Versuchen den Echinus microtuberculatus — durch Schütteln zum Zerfall und setzt zu dieser Masse, die neben ganzen Eiern alle Abstufungen von Fragmenten enthält, nach der gewöhnlichen Methode der Seeigel-Befruchtung, Sperma. Nach einigen Tagen zeigen sich in der Zucht die charakteristischen Plutei, und zwar ganz entsprechend dem Ausgangsmaterial, in allen Größenabstufungen, von normalen Larven bis herab zu jenen winzigen Zwergen, die in Fig. 29 und 30 (Taf. XXV) abgebildet sind[1]. Dieselben sind bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet, wie die normal-großen Larven der Fig. 33

[1] Schon O. und R. HERTWIG (7) haben gefunden (pag. 107), dass aus Eifragmenten »außerordentlich kleine Gastrulae« hervorgehen können. Weiter haben sie die Entwickelung nicht verfolgt.

und der Fig. 12 und 13 (Taf. XXIV). Schätzt man das Volumen der in Fig. 29 gezeichneten Larve gegen das der in Fig. 33 wiedergegebenen ab, so ergiebt sich, dass die Zwerglarve aus einem Fragment entstanden ist, das, bei ungünstiger Rechnung, nicht mehr als $^1/_{20}$ von der Größe des intakten Eies besessen haben kann.

Daraus leitet sich der für die folgenden Versuche fundamentale Satz ab: Das Fragment des Seeigel-Eies bis herab zu einer Größe von $^1/_{20}$ des ursprünglichen Eivolumens besitzt die formative Werthigkeit des ganzen Eies.

Nachdem dies festgestellt und damit die Möglichkeit gegeben war, sich in einfachster Weise »kernlose Eier« in großer Menge zu verschaffen, war die zweite Frage zu lösen, ob ein solches kernloses Ei bei normaler Befruchtung entwickelungsfähig ist. Schon O. und R. Hertwig (7) hatten gezeigt (pag. 107), dass in kernlose Eifragmente Spermatozoen eindringen können und dass dieselben hier die gleiche Weiterentwickelung nehmen, wie in ganzen Eiern; ein jedes geht über in einen Spermaamphiaster. Es scheint, dass in den von den Brüdern Hertwig beobachteten Fällen fast stets mehrere Spermatozoen eingedrungen waren, doch zeigt ihre Fig. 17 (Taf. II) nur einen einzigen Spermakern. »Was aus diesen befruchteten Eifragmenten ohne Eikern wird, ist nicht weiter verfolgt worden. Wahrscheinlich werden sie nach einiger Zeit absterben und zerfallen.«

Diese von O. und R. Hertwig ausgesprochene Vermuthung, welche eine einfache Konsequenz der Hertwig'schen Theorie war, wonach die Befruchtung auf der Vereinigung von Ei- und Spermakern beruhen sollte, schien mir auf Grund der Anschauungen, die ich mir über das Wesen der Befruchtung gebildet hatte, von vorn herein unwahrscheinlich und die Frage jedenfalls weiterer Prüfung werth. Wie ich schon 1887 in meinem Aufsatz: »Über den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies« (1) dargelegt hatte, glaubte ich annehmen zu dürfen, dass die Entwickelungsfähigkeit des Eies nicht auf der Einführung des Spermakerns, sondern eines Spermacentrosoma beruhe. Dieses giebt Veranlassung zur Entstehung einer zweipoligen Spindel, welche alle im Ei vorhandenen Kernelemente in sich aufnimmt. Es schien mir wohl Kernsubstanz von bestimmter Qualität für die Theilung nothwendig, im Übrigen aber hielt ich es für belanglos, ob diese aus einer männlichen oder

einer weiblichen Zelle oder aus beiden stammt. »Was bei der Zusammenführung von Eiprotoplasma und Spermacentrosoma in der hierdurch entstandenen theilungsfähigen Zelle an Kernsubstanz vorhanden ist, das erfährt die zur Theilung führende Metamorphose und falls nur ein Centralkörperchen eingeführt worden ist, die durch die Mechanik der Karyokinese garantirte geregelte Vertheilung auf zwei Tochterzellen« (pag. 161).

Nach diesen Erwägungen und nachdem sich gezeigt hatte, dass sehr kleine Fragmente von Seeigel-Eiern noch Larven geben, schien es mir höchst wahrscheinlich, dass solche auch aus kernlosen Fragmenten (bei monospermer Befruchtung) entstehen müssten. Um dies zu beweisen, war es nöthig, befruchtete kernlose Fragmente isolirt aufzuzüchten.

Auch diese Versuche stellte ich mit Eiern und Sperma von Echinus microtuberculatus an; das Verfahren, das ich dabei einschlug, war folgendes. Die frisch aus einem Weibchen entnommenen Eier wurden in der bekannten Weise geschüttelt. Dabei lösen sich viele Eier vollkommen auf und das Wasser trübt sich milchig. Es wurde desshalb die ganze Masse zunächst in ein großes Glas mit reinem Seewasser gegossen, dann, nachdem sich die Eier und die größeren Fragmente zu Boden gesetzt hatten, das Wasser einige Male gewechselt, bis es vollkommen klar blieb.

Zur Isolation kernloser Fragmente wurde immer eine kleine Probe des Schüttelmaterials vermittels einer Pipette auf einen Objektträger gebracht, wobei die Wasserschicht so bemessen wurde, dass sie gestattete, noch mit LEITZ VII ohne Eintauchen des Objektivs zu arbeiten. Durchmustert wurde die Probe zuerst mit LEITZ III, welches Objektiv stark genug ist, um in den Echinus[1])-Eiern den Eikern deutlich zu erkennen. War so ein möglichst großes kernloses Fragment gefunden, so wurde es mit Obj. VII kontrollirt, ob nicht vielleicht eine Richtungsspindel oder ein kleiner in Entstehung begriffener Eikern vorhanden sei. Ergab sich auch hierbei ein negatives Resultat, so wurde das Stück mit einer sehr feinen Pipette vom Objektträger abgenommen[2]). Dabei gelang es gewöhnlich nicht, das ausgesuchte Fragment allein in das Röhr-

1) Ich lasse im Folgenden der Einfachheit wegen den Speciesnamen weg.

2) Dass bei allen diesen Proceduren die peinlichste Sauberkeit der Gefäße und Instrumente beobachtet werden muss, versteht sich von selbst. Auch darf man bei der Raschheit, mit der sich das Seewasser in so dünner Schicht koncentrirt, nicht zu langsam arbeiten.

chen zu bekommen, sondern es gingen auch benachbarte Stücke mit hinein. Der Inhalt der Pipette wurde desshalb auf einen zweiten Objektträger, der mit einer Schicht filtrirten Seewassers benetzt war, übertragen. Das zur Zucht in Aussicht genommene Stück wurde nun wieder mit Obj. III aufgesucht, mit Obj. VII kontrollirt und unter Obj. III abermals mit der Pipette aufgenommen, wobei es nun in der Regel schon gelang, es allein zu erhalten. Wenn nicht — man kann leicht das Röhrchen horizontal unter das Mikroskop halten und seinen Inhalt feststellen — wurde das gleiche Verfahren nochmals wiederholt.

Die auf solche Weise schließlich isolirten Stücke kamen in ein Uhrschälchen mit filtrirtem Seewasser und ich überzeugte mich hier jeweils nochmals durch Zählung, ob neben den ausgesuchten Fragmenten nicht noch etwas Anderes mit hineingerathen war. In dem Uhrschälchen ließ ich die Fragmente etwa zwei Stunden ruhig liegen, bevor ich Sperma zusetzte. Ich verfolgte dabei eine zweifache Absicht: 1) Die Fragmente unmittelbar nach dem Schütteln sind unregelmäßig gestaltet, meist wurstförmig, und es dauert verschieden lange Zeit, bis sie kugelig werden. Die Kugelgestalt schien mir aber — ich komme darauf unten zurück — für eine vollständig normale Entwickelung nothwendig zu sein. 2) Die Fragmente wurden nach dem zweistündigen Liegen abermals auf ihre Kernverhältnisse untersucht. Wäre vorher vielleicht doch eine Richtungsspindel vorhanden gewesen, oder ein ganz junger Eikern der Beobachtung entgangen, so hätte sich nach Ablauf dieser Zeit ein deutlicher Kern zeigen müssen. Es ist mir allerdings niemals begegnet, dass ich ein als kernlos ausgesuchtes Stück nun bei dieser zweiten Prüfung als doch kernhaltig hätte ausscheiden müssen.

Auf diese Weise war, wie mir scheint, die vollste Garantie geboten, dass bei meinen Versuchen ausschließlich kernlose Fragmente zur Verwendung kamen; und wer lebende Echinus-Eier kennt und die Unmöglichkeit, in einem solchen Ei den Kern zu übersehen, der wird zugeben, dass hier vollständig einwurfsfreie Versuchsbedingungen vorliegen.

Die Fragmente wurden nunmehr besamt und in einigen Fällen das Eintreten monospermer Befruchtung sowie der Beginn einer völlig normalen Entwickelung bis etwa zum Stadium von 64 Zellen verfolgt. Da es mir nur darauf ankam, festzustellen, ob sich aus den Fragmenten Plutei entwickeln, nicht aber, die Stadien bis zu diesem Punkt zu kontrolliren, so brachte ich die jedes Mal aus einem

Schüttelmaterial isolirten Fragmente zusammen in ein $^1/_4$ Liter-Gefäß mit filtrirtem Seewasser, um durch diese reiche Wassermenge möglichst günstige Bedingungen für die Entwickelung herzustellen. Schon am nächsten Tage konnte ich dann kleine Blastulae in der Nähe der Oberfläche schweben sehen, die sich nach einigen Tagen in typische Zwergplutei umbildeten.

Wie ich schon in meiner ersten Mittheilung angegeben habe, erhielt ich aus etwa der Hälfte der isolirten Fragmente normale Plutei. Ein anderer Theil lieferte missgestaltete Larven; etwa ein Drittel bleibt übrig, aus dem nichts geworden war. Ob die Fragmente zu klein waren oder ob sie nicht oder vielleicht durch mehrere Spermatozoen befruchtet worden waren, habe ich nicht untersucht. Das Resultat war ja günstig genug und die erste Vorbedingung für die Ausführbarkeit des Hauptversuches damit erfüllt. Denn es war durch diese Versuche der Beweis erbracht, dass der Eikern für die Entwickelung nicht nothwendig ist, vielmehr der Spermakern für sich allein alle nothwendigen Qualitäten eines ersten Furchungskerns besitzt.

Schon dieser Vorversuch zu meinem Hauptexperiment ist angezweifelt worden, und zwar in einer kurzen Mittheilung von T. H. Morgan: Experimental-Studies on Echinoderm Eggs (8). Freilich beruht dieser Zweifel nur auf einer missverständlichen Auslegung meines Aufsatzes, die vielleicht in der knappen Fassung desselben ihren Grund hat, mich aber bei Morgan, nachdem derselbe meine Mittheilung ins Englische übersetzt hat[1]), doch wundert. Denn ich habe immerhin deutlich genug ausgesprochen (pag. 75), dass ich k e r n l o s e F r a g m e n t e i s o l i r t a u f g e z ü c h t e t habe[2]), womit doch gesagt ist, dass ich mich vor der Isolation von dem Mangel des Kerns hatte überzeugen können.

---

1) The American Naturalist. March 1893.

2) Es heißt in meinem Aufsatz: Ich konnte feststellen, »dass sich die befruchteten kernlosen Eifragmente ebenso weit züchten lassen und sich zu ganz ebenso gestalteten Larven entwickeln, wie ein kernhaltiges ganzes Ei. Von den kernlosen Fragmenten, die ich unter Berücksichtigung einer Reihe von Cautelen (hierüber ist in einer Anmerkung Näheres gesagt) isolirte und züchtete, entwickelte sich etwa die Hälfte vollkommen normal, es entstanden Zwerglarven etc.« — Diesem unzweideutigen Passus gegenüber nimmt es sich denn doch etwas sonderbar aus, wenn H. Driesch (5) in einem Referat über Morgan's oben erwähnte Arbeit glaubt besonders hervorheben zu müssen (pag. 427), »dass auch Boveri nicht etwa mit Sicherheit — etwa durch isolirte Züchtung — die Erfüllung dieser Vorbedingung seiner eigentlichen Hauptversuche nachwies.«

Dass man bei Eiern und Eifragmenten gewisser Seeigel-Arten — dahin gehören Echinus microtuberculatus, Strongylocentrotus lividus, Sphaerechinus granularis — im lebenden Zustand entscheiden kann, ob sie einen Kern besitzen oder nicht, hätte MORGAN schon aus der Darstellung von O. und R. HERTWIG (pag. 107) entnehmen können, dass man also kernlose Fragmente auch isoliren kann, bedurfte keiner ausführlichen Auseinandersetzung.

Die Angabe MORGAN's, dass man an Arbacia-Eiern, den einzigen, wie es scheint, mit denen er experimentirt hat, den Kern im Leben nicht erkennen kann, ist ganz richtig. Desshalb sind eben diese Eier für derartige Versuche ganz unbrauchbar und die Einwände, die MORGAN auf Grund seiner Experimente an denselben gegen meine Angaben macht, ohne Weiteres hinfällig.

Auf die Wichtigkeit, die dem mitgetheilten Versuch an sich innewohnt, in so fern derselbe über das Wesen der Befruchtung gewisse werthvolle Aufschlüsse giebt, glaube ich hier nicht näher hinweisen zu müssen, nachdem ich mich hierüber in meinem Referat »Befruchtung« (3, pag. 423—433) eingehend ausgesprochen habe. Für das im Folgenden behandelte Problem hat die Möglichkeit, kernlose Eier zu befruchten und zu normalen Larven aufzuzüchten, nur die Bedeutung einer erfüllten Vorbedingung. Denn sie gestattet uns, Organismen zur Existenz zu bringen, deren Kerne ausschließlich vom Vater abstammen; und wenn also der Satz, dass nur die Kernsubstanz elterliche Eigenschaften auf das Kind überträgt, richtig sein soll, so darf der Seeigel, der aus einem befruchteten Eifragment ohne Eikern stammt, nur Eigenschaften des Vaters aufweisen.

Es ist von vorn herein klar, dass eine Entscheidung über diesen Punkt nur bei Bastardirung zwischen zwei scharf unterschiedenen Seeigel-Arten möglich ist, und zwar kommt es darauf an, dass die Larven der beiden Species sich in dieser erheblichen Weise von einander unterscheiden. Denn wir sind ja nicht im Stande, Seeigel-Eier über das Larvenstadium hinaus in unseren Zuchtgläsern am Leben zu halten.

So war also die zweite Aufgabe die, zwei Seeigel-Arten ausfindig zu machen, die bei der Fähigkeit, mit einander zu bastardiren, möglichst verschieden gestaltete Larven besitzen. Solche fand ich in dem Echinus microtuberculatus und dem Sphaerechinus granularis.

2. Die Larven von Echinus microtuberculatus und Sphaerechinus granularis und ihre Unterscheidungsmerkmale.

Im Golf von Neapel sind es vier Arten von regulären Seeigeln, die in reichlicher Menge jederzeit beschafft werden können; außer den beiden oben genannten noch Strongylocentrotus lividus und Arbacia pustulosa. Von diesen vier Arten musste ich die letztgenannte für die beabsichtigten Bastardirungsversuche sogleich außer Betracht lassen. Die Eier sind, wie oben schon erwähnt, ganz undurchsichtig und es ist unmöglich, für ein lebendes Fragment anzugeben, ob es einen Kern enthält oder nicht. Sodann setzen die Arbacia-Eier dem Zerschütteln großen Widerstand entgegen und es gelingt selten, genügend große Fragmente zu erhalten. Endlich aber ist die Larvenform von Arbacia derjenigen von Echinus und Strongylocentrotus so ähnlich, dass eine Bastardirung mit diesen beiden Formen kein Resultat ergeben würde; eine Bastardirung mit Sphaerechinus aber, dessen Larven verschieden genug wären, gelang mir nie.

Die Kombination Strongylocentrotus-Echinus, die in so fern die günstigste wäre, als sich die Echinus-Eier durch Strongylocentrotus-Samen fast ohne Ausnahme befruchten lassen (vgl. O. und R. Hertwig, 6), ist dadurch ausgeschlossen, dass die Larven dieser beiden Arten so gut wie identisch sind. Ich habe wenigstens kein einziges Kriterium gefunden, um eine Echinus- von einer Strongylocentrotus-Larve unterscheiden zu können.

So bleiben nur die Kombinationen Echinus-Sphaerechinus und Strongylocentrotus-Sphaerechinus übrig. In Bezug auf den Gegensatz der Larvenformen sind diese beiden Kombinationen genau gleich brauchbar; ich wählte Echinus-(♂) Sphaerechinus (♀), weil hierbei der größte Procentsatz von Bastardbefruchtungen zu verzeichnen war.

Es war nun nothwendig, die Larvencharaktere dieser beiden Arten genau festzustellen, den Variabilitätsbereich, in dem die Larven einer jeden Species sich bewegen können, zu bestimmen und danach eine Anzahl sicherer Unterscheidungsmerkmale zu gewinnen.

Nachdem Seeliger (9) in Nachprüfung meiner Ergebnisse zahlreiche Abbildungen der beiden genannten Larvenarten veröffentlicht hat, hätte ich nicht mehr nöthig, nun nochmals eine genaue Beschreibung und bildliche Darstellung derselben zu geben, wenn nicht meine in Neapel gezüchteten Larven sowohl von Echinus, wie besonders von Sphaerechinus, von jenen, die Seeliger in Triest

gewonnen hat, in sehr wesentlichen Punkten abwichen. Ja, die Verschiedenheiten sind so bedeutend und für die Entscheidung über die Stellung der Bastardlarve so maßgebend, dass der Gegensatz zwischen SEELIGER's Resultaten und den meinigen schon allein aus den Verschiedenheiten unserer Objekte seine genügende Erklärung finden könnte.

Unter diesen Umständen ist eine genaue Erörterung dieser Verhältnisse für das Folgende von großer Wichtigkeit.

Ich denke, dass es dem mit der Entwickelung der Echinodermen weniger vertrauten Leser nicht unerwünscht sein wird, wenn ich der Beschreibung der beiden Larvenarten eine schematische Darstellung ihres gemeinsamen Typus vorausschicke. Man kann die Form der Larve bis zu jenem Stadium, bis zu dem man dieselbe im Aquarium züchten kann, als die eines spitzeren oder stumpferen bilateral-symmetrischen Kegels (Pyramide) bezeichnen, dessen Basis in einen vorderen und hinteren Lappen auswächst. Dies geht am besten aus der Seitenansicht (Fig. 2, Fig. 13) hervor. Ich bezeichne diese beiden Lappen als Oral- und Anallappen, weil an der Innenseite des ersteren sich die Mundöffnung findet, während der andere Lappen eine Fortsetzung jener Seite des Kegels darstellt, an der sich der After öffnet.

In der Regel sind beide Lappen mehr oder weniger tief eingebuchtet, was bei analer oder abanaler Ansicht der Larven (Fig. 12) deutlich hervortritt. Dadurch prägt sich an jedem Lappen ein rechter und linker »Arm« aus; die Larve besitzt zwei Oral- und zwei Analarme. Die Spitze des Kegels ist der »Scheitel« der Larve.

Der geschilderten Form entspricht die Gestaltung des Kalkskelets. Es besteht aus zwei symmetrischen Hälften, deren jede vier Hauptbestandtheile unterscheiden lässt. Von einem Punkt *x* (Fig. 12, 13, Fig. 2) entspringen nämlich vier (unter Umständen gegitterte oder an den Enden verästelte) Kalkstäbe:

1) einer, der gegen den Scheitel der Larve aufsteigt: Scheitelstab (Fig. 2, Fig. 12 und 13 *s*),

2) einer, der in Fortsetzung des genannten in den Analarm bis zu dessen Spitze verläuft: Analstab (Fig. 12, 13 *a*),

3) einer, der im Bogen in die Spitze des Oralarmes, bez. in den seitlichen Bereich des Orallappens sich erstreckt: Oralstab (Fig. 12, 13 *o*),

4) einer, der unter dem Enddarm gegen die Medianebene zieht und sich hier mit dem symmetrischen der anderen Seite verlöthet oder kreuzt: Mittelstab (Fig. 12 *m*).

Ich brauche nur noch hinzuzufügen, dass 1) diese vier genannten Stücke sich nicht genau in einem Punkt vereinigen, sondern dass im einfachsten Fall (Fig. 12, 13) ein kurzes gemeinsames Skeletstück besteht, in welches einerseits Oralstab und Mittelstab, andererseits Scheitelstab und Analstab zusammenlaufen, und 2) dass der Oralstab noch einen gegen den Scheitel strebenden Ast entsenden kann (Fig. 2*a*), um damit den Grundtypus unserer Larven genügend gekennzeichnet zu haben.

Ich wende mich nun zu der Beschreibung der beiden zur Bastardzucht ausgewählten Larven.

a. Echinus microtuberculatus.

Ich kann mich darauf beschränken, die wesentlichsten Eigenthümlichkeiten dieser Larvenart nach jenem in den Zuchten erreichbaren Endstadium zu erläutern, wie es in Fig. 12 und 13 (Taf. XXIV) dargestellt ist. Bezüglich der jüngeren Stadien kann ich, was die Form der Larve anlangt, auf SEELIGER's Figuren verweisen; nur sind meine Larven auf allen Stadien etwas schlanker als diejenigen SEELIGER's.

Wie Fig. 12 und 13 zeigen, besitzt die Larve eine sehr schlanke Kegelform; Oral- und Anallappen sind nahezu von gleicher Länge, der Orallappen in der Regel etwas kürzer, doch kommt auch das Umgekehrte gelegentlich vor. Die beiden Lappen sind durch eine tiefe Bucht von einander getrennt. Der Anallappen zeigt einen tiefen, gleichmäßig gerundeten Ausschnitt, der zur Ausprägung zweier langer Analarme führt. Der Orallappen ist weniger tief und mehr eckig eingebuchtet.

Das Skelet folgt genau unserem Schema. Die vier Haupttheile einer jeden Skelethälfte sind durch einfache Kalkstäbe repräsentirt. Der Anal- und Oralstab (*a* und *o*) endigen fein zugespitzt in der Spitze des betr. Armes; der Mittelstab (*m*) entweder gleichfalls spitz und dann mit dem der anderen Seite sich kreuzend (Fig. 12), oder die beiden Stäbe stoßen in der Medianebene mit aufgetriebenen Enden an einander und sind hier verwachsen. Ein sehr wesentliches Merkmal bildet das Ende des Scheitelstabes (*s*). Dieses ist in durchaus konstanter Weise zu einer mächtigen Keule angeschwollen, die, wie die übrigen Skeletbereiche auch, mit Spitzen und Zacken besetzt ist, aber niemals eine Tendenz zur Verästelung zeigt.

Wenn ich damit SEELIGER's älteste Echinus-Larven vergleiche, so

sind dieselben in der Körperform nicht wesentlich verschieden, nur zeigen sie sich bedeutend plumper als die meinigen. Dies lässt sich am besten durch eine Vergleichung zwischen der Entfernung der Enden der Analarme und der Höhe der Larve ausdrücken. Bei SEELIGER's Larven ist dieses Verhältnis wie 1 zu 2,3, bei den meinigen wie 1 zu 3,1. Sodann sind bei SEELIGER's ältester Larve sowohl der Orallappen wie der Anallappen tiefer ausgeschnitten, wie auch die Bucht zwischen den beiden Lappen selbst tiefer ist.

Dem entsprechend finden sich auch Unterschiede im Skelet; bei SEELIGER's Larve ist der Analstab beträchtlich länger als der Scheitelstab, bei meiner ist das Verhältnis gerade umgekehrt. Besonders wichtig aber ist die Verschiedenheit in dem Ende des Scheitelstabes. SEELIGER's Larve stimmt in diesem Punkt mit der meinigen zwar in so fern überein, als auch bei ihr der Scheitelstab in ein massiges Ende ausläuft; aber an Stelle der einfachen keulenförmigen Anschwellung finden sich bei SEELIGER's Larve klumpige Fortsätze und Zacken: Verhältnisse, die ich in Neapel wohl bei Arbacia, niemals aber bei Echinus beobachtet habe. Ich hebe diesen Punkt besonders hervor, weil er bei der Vergleichung der verschiedenen Larvenformen eine große Bedeutung gewinnen wird. Auch meine jüngeren Echinus-Larven zeigen schon die deutliche Keule, ähnlich wie sie in SEELIGER's Fig. 7 und 11 angegeben ist.

Man könnte vielleicht daran denken, dass meine älteste Larve nicht so weit entwickelt sei wie diejenige in SEELIGER's Fig. 26 und 27 und dass ihr desshalb das Merkmal der zackigen Endverästelung fehle. Meine in Fig. 12 und 13 abgebildeten Larven stammen jedoch wie diejenigen SEELIGER's vom achten Tage, von welchem Tage an sie sich, auch nach SEELIGER, nicht mehr weiterentwickeln, wenn sie auch noch lange am Leben bleiben können[1]).

---

[1]) In meiner vorläufigen Mittheilung findet sich die Bemerkung (pag. 75), dass sich die Larven etwa sieben Tage am Leben erhalten lassen. Dies ist ein Fehler. Es muss heißen, dass die Larven nach etwa sieben Tagen den Zustand erreicht haben, den sie in unseren Zuchtgläsern erlangen können. Von da an findet keine Weiterentwickelung mehr statt und es beginnt allmählich das Absterben, dem jedoch die einzelnen Individuen sehr verschieden lange Zeit widerstehen. Noch nach 16 Tagen fand ich in manchen Zuchten eine beträchtliche Zahl von Larven vor; SEELIGER giebt an, dass er Larven bis zum 21. Tage am Leben erhalten konnte.

b. Sphaerechinus granularis.

Ich gebe von dieser Larve, die viel komplicirter gebaut ist, zwei Stadien: das älteste, das man im Aquarium erzielen kann, ist in Fig. 3 und 4 dargestellt, Fig. 1 und 2 zeigen ein etwas jüngeres. Ein noch jüngeres in Seitenansicht ist in meiner vorläufigen Mittheilung abgebildet.

In der Körperform weicht die Sphaerechinus-Larve von der Echinus-Larve vor Allem darin ab, dass sie außerordentlich viel plumper ist. Das Verhältnis zwischen Entfernung der Analarme und Höhe, bei Echinus 1 : 3,1, ist bei Sphaerechinus 1 : 1,2.

Der Scheitel, bei Echinus spitz gerundet, ist bei Sphaerechinus eine größere oder kleinere trapezförmige Platte, dem entsprechend die ganze Larve nicht kegelförmig, sondern vierkantig. Der Anallappen ist sehr lang, der Orallappen dagegen äußerst kurz. Dadurch wird der Habitus der Larve im Profil ein ganz anderer; besonders die bei Echinus tiefe Bucht zwischen den beiden Lappen ist hier äußerst seicht.

Während der Anallappen seiner starken Längenentwickelung entsprechend tief eingeschnitten ist (Fig. 3), findet sich am Orallappen überhaupt keine Kerbe, sondern der mittlere Bereich ist sogar länger als die Seitentheile (Fig. 1 und 3). Oralarme fehlen dieser Larve demnach.

Noch schärfer aber als in der äußeren Form sind die Unterschiede im Skelet. Ich gehe bei dessen Erläuterung von der Seitenansicht der jüngeren Larve (Fig. 2) aus. Man erkennt hier ohne Schwierigkeit den im Schema und bei Echinus geschilderten Skelettypus. Von dem Centralpunkt *x* gehen die vier Haupttheile aus: Scheitelstab, Oralstab, Analstäbe und Mittelstab. Von diesen vier Theilen entspricht nur der Mittelstab vollkommen den Verhältnissen des Echinus, er kreuzt sich mit seinem Gegenüber, oder, was hier das Häufigere ist, er vereinigt sich mit demselben in der Medianebene (Fig. 1 und 3). Alle anderen Theile haben etwas Specifisches.

1) Der Scheitelstab ist bis zum Ende gleichmäßig dick, dagegen verzweigt er sich geweihartig in typisch drei Äste.

2) Der Oralstab, der zuerst horizontal, dann in scharfer Knickung in den Orallappen verläuft, ersetzt, was ihm hier an Länge abgeht, durch einen an jenem Winkel abgehenden »Scheitelast« (*sa*).

3) Der bei Echinus einfache Analstab wird bei Sphaerechinus durch drei, vier oder fünf parallele Stäbe vertreten, die vom

Scheitelstab, Oral- und Mittelstab entspringen und unter einander in mehr oder weniger regelmäßiger Weise durch Querbrücken verbunden sind.

Die Verzweigung des Scheitelstabes und die Entsendung eines Scheitelastes vom Oralstab aus führt nun bei der ältesten Larve (Fig. 3 und 4) zu einer charakteristischen Skeletverbindung in der Scheitelfläche des Körpers: Sowohl die beiden Scheitelstäbe wie die beiden oralen Scheiteläste verbinden sich unter einander durch verwachsende Queräste, und endlich tritt jeder Scheitelstab mit dem gleicherseits gelegenen Scheitelast des Oralstabes in Verbindung. So wird die Scheitelfläche der Larve durch ein vollkommenes Viereck von Kalkstäben gestützt. —

Hier noch mehr als bei Echinus bringt die Vergleichung mit SEELIGER's Befunden Differenzpunkte zum Vorschein.

Über die äußere Form ist hervorzuheben, dass in SEELIGER's Larven der Anallappen, besonders aber der Orallappen beträchtlich länger ist als bei meinen Larven. Sehr scharf tritt dies bei Vergleichung meiner Fig. 1 und 2 mit SEELIGER's zum mindesten nicht älteren Larven der Fig. 5 und 6 hervor. In meiner Fig. 2 beträgt z. B. die Länge des winklig abgeknickten Endes des Oralstabes kaum über die Hälfte von dessen Scheitelast, in SEELIGER's Fig. 5 ist der letztere im Gegentheil sogar bedeutend kürzer.

Aus dieser Verschiedenheit erklärt sich nun weiterhin, dass die Bucht zwischen Oral- und Anallappen, die bei SEELIGER's Larven der entsprechenden Bucht von Echinus kaum etwas an Tiefe nachgiebt, bei meinen Larven sehr flach ist. Man vergleiche SEELIGER's Fig. 5 mit meiner Fig. 2, SEELIGER's Fig. 24 mit meiner Fig. 4. Die geringe Länge des Orallappens bei meinen Larven hat aber noch einen weiteren sehr wichtigen Unterschied gegenüber den SEELIGERschen Larven zur Folge. Bei diesen ist der Orallappen wie bei Echinus eingebuchtet, es bestehen »Oralarme«, bei meinen Larven ist von solchen nichts zu sehen; wie erwähnt, ist hier der Lappen sogar in der Mitte länger.

Wichtiger noch sind die Unterschiede im Skelet; sie beziehen sich auf das Verhalten der Scheitelstäbe und der Analstäbe.

Über die ersteren, bezw. deren Endigungsweise, spricht sich SEELIGER hier so wenig aus, wie bei Echinus. Er findet zwar bei seinen ältesten Larven das gleiche Viereck von Kalkstäben wie ich; wie dieses aber entsteht, darüber geben weder die Abbildungen der jüngeren Stadien, noch der Text genügende Auskunft. Ich muss

desshalb diesen Punkt, der bei Beurtheilung der Bastardlarven von der höchsten Bedeutung ist, genauer zur Sprache bringen. Von den vier Seiten des in Fig. 3 fertigen Vierecks entsteht die eine (quere vordere) ausschließlich durch Verbindung der Scheiteläste der beiden Oralarme. Schon in Fig. 1 sieht man das Ende des rechten Scheitelastes in zwei Zacken auslaufen, von denen der eine später zu jenem Verbindungsstab auswächst. Die drei anderen Seiten des Vierecks — die hintere quere und die beiden lateralen — entstehen aus den Enden der Scheitelstäbe, wie dies aus Fig. 1 und 2 zu erkennen ist. Schon bei sehr jungen Larven vom dritten Tage an sind die Vorbereitungen für diese Kalkbrücken in der Endigung der Scheitelstäbe zu erkennen. Diese Verhältnisse sind am besten zu überblicken bei Scheitelansicht der Larven und ich habe desshalb in Fig. 15 bis 20 (Tafel XXV) diese Theile des Skelets bei Ansicht vom Scheitel von verschieden alten Larven abgebildet. Das jüngste Stadium wird durch Fig. 21 repräsentirt. Man sieht, wie jeder Scheitelstab in drei Äste sich spaltet, die, wie in diesem Fall, so in der Regel, nicht symmetrisch entwickelt sind. (Einen Fall von Symmetrie aus einer etwas älteren Larve zeigt Fig. 22.) Überhaupt finden sich in dieser Verästelung der Scheitelstäbe die größten Variationen. Wenn man aber alle die möglichst verschieden ausgewählten Bilder Fig. 15—22 vergleicht, kann man als Typus eine Spaltung des Stabes in drei Äste (vier sind selten, zwei noch seltener) und das Fehlen jeglicher keulenförmiger Anschwellung konstatiren. Die Bildung von drei Ästen scheint überflüssig zu sein, nachdem zur Herstellung der oben erwähnten Verbindungen nur zwei Äste: ein lateraler nach vorn ziehender und ein querer hinterer nöthig wären. Dass doch fast immer d r e i angelegt werden, dürfen wir vielleicht als eine Art von Reservebildung ansehen. Denn wenn der Scheitelstab drei Äste, die wie Fühler ausgestreckt werden, entsendet, ist die Wahrscheinlichkeit größer, dass zwei von ihnen mit den entgegenwachsenden anderen Stücken zusammentreffen, als wenn nur zwei gebildet werden. Man kann auch beobachten, dass von diesen drei Ästen nicht überall die gleichen zur Herstellung der Verbindungen benutzt werden; so kann die hintere Querverbindung durch die hintersten Äste (gewöhnliches Verhalten), aber auch durch die mittleren (Fig. 22), oder durch beide, oder links durch den einen, rechts durch den anderen vermittelt werden.

Sind die Verbindungen definitiv hergestellt, so scheinen die überflüssigen Äste einer allmählichen Resorption anheimzufallen,

wenigstens ist es mir auffallend, dass an den ältesten Larven diese freien Äste sehr kurz sind oder fast ganz fehlen. Doch ist mein Material an ganz alten Larven zu gering, um hierüber etwas völlig Sicheres angeben zu können.

Von dieser auf allen in Betracht kommenden Stadien nachweisbaren Ausbildung ist an SEELIGER's Figuren nichts zu sehen.

Ebenso wichtig sind die Unterschiede in den Analstäben. SEELIGER spricht bei seinen Sphaerechinus-Larven stets nur von drei parallelen Stäben in jedem Analarm; ich finde als das häufigste Verhalten vier parallele Stäbe, die gewöhnlich mit fünf Wurzeln dem Centralbereich des Skelets ansitzen. Auch bei meinen Larven kommen nicht ganz selten nur drei Parallelstäbe vor; gerade eine Asymmetrie: auf der einen Seite drei, auf der anderen vier Stäbe, habe ich öfter beobachtet. Dem steht jedoch auf der anderen Seite eine gelegentliche Vermehrung auf fünf Stäbe gegenüber, ja, wie Fig. 26 lehrt, können ansatzweise sogar sechs Längsstäbe entwickelt sein. Die Fig. 24—27 neben Fig. 1—4 zeigen, welche Variationen in der Anordnung der Analstäbe bestehen können.

Bemerkenswerth ist sodann im Gegensatz zu SEELIGER's Befunden, dass die im peripheren Abschnitt des Armes parallel verlaufenden Stäbe nicht bis zu ihrem Zusammenfluss mit den übrigen Skelettheilen diesen Parallelismus bewahren, sondern dass sie hier auf eine gewisse Strecke einen geschwungenen oder gebogenen Verlauf nehmen, wobei sich durch sehr variable Gabelungen die Zahl gewöhnlich um einen Stamm vermehrt. Dessgleichen wird an dieser Stelle die im übrigen Verlauf sehr regelmäßig angeordnete Verbindung der Stäbe durch Querbrücken unregelmäßig.

Sehr abweichend von SEELIGER's Befunden ist endlich auch die Ursprungsstelle der Analstäbe an meinen Larven. Nach SEELIGER's Abbildungen entspringen die drei Analstäbe seiner Larven ausnahmslos dicht benachbart aus dem Scheitelstab, an jener Stelle, wo dieser nach innen umbiegt. Bei meinen Larven ist diese Ursprungsstelle nicht allein viel ausgedehnter, sondern sie erstreckt sich auch auf den Mittelstab und Oralstab; gewöhnlich — bei fünf Wurzeln — entspringen drei aus dem Mittelstab, eine aus dem Scheitelstab, eine aus dem Oralstab.

Dass die geschilderten Larvenunterschiede zwischen Echinus und Sphaerechinus groß und zahlreich genug sind, um es zunächst

wenigstens möglich erscheinen zu lassen, dass bei Bastardirung eine unverkennbare Zwischenform, die von den beiden Originallarven in vollkommen sicherer Weise unterscheidbar ist, entstehen kann, braucht nicht weiter erörtert zu werden.

Die Grundform sowohl in der äußeren Gestalt wie im Skelet ist allerdings die gleiche. Dies hat SEELIGER bereits (pag. 207) betont und er fährt dann ganz zutreffend fort: »Das Sphaerechinus-Larvenskelet erweist sich als das komplicirtere und höher organisirte. Gegenüber den Echinus-Larven kommt es nicht etwa zu einer Umlagerung der wichtigsten Stäbe, sondern es treten nur neue hinzu. Das ist für die Beurtheilung der Bastardlarven von hoher Wichtigkeit, denn es könnte das echinusähnliche Larvenskelet, das manche derselben besitzen, auch als ein rückgebildetes oder mangelhaft entfaltetes Sphaerechinus-Gerüst gedeutet werden«. Ich stimme diesem Passus in so weit vollkommen zu, als man auch nach meiner Meinung bei der Beurtheilung der Bastardlarven die Möglichkeit von ungenügender Entfaltung des Skelets und einer dadurch bedingten — nur scheinbaren — Annäherung an die Echinusform im Auge behalten muss. Ich werde diesen wichtigen Punkt unten an einigen Beispielen genauer aus einander setzen. Dagegen muss ich gleich an dieser Stelle betonen, dass — wenigstens an meinen Larven — ein Unterschied im Skelet vorhanden ist, welcher in der Sphaerechinus-Larve nicht einfach eine höhere Ausbildung des Echinus-Typus erkennen lässt; das ist die Endigungsweise der Scheitelstäbe. Wenn diese Stäbe auch bei Sphaerechinus in ihrer zur Brückenbildung führenden Verzweigung eine höhere Stufe einnehmen, so fehlt ihnen doch auf der anderen Seite hier etwas, was den Echinus auszeichnet, nämlich die mächtige Keule. Auch im Fall, dass das Geweih bei einer Sphaerechinus-Larve mangelhaft entwickelt ist, involvirt diese Rückbildung doch keineswegs das Zustandekommen der Echinus-Keule. Das Auftreten dieser keulenartigen Anschwellung an einer Larve muss daher immer als das Durchbrechen eines Echinus-Merkmals angesehen werden.

3. Die Bastardlarve von Echinus microtuberculatus (♂) und Sphaerechinus granularis (♀).

Ehe ich an eine Beschreibung der Bastardlarve gehe, sind noch ein Paar Worte über die Cautelen bei Bastardzuchten zu sagen. In der Hauptsache kann ich hier auf die Abhandlung von O. und

R. Hertwig: »Über die Bedingungen der Bastardbefruchtung« (6) verweisen. Ich habe mich bei meinen Versuchen streng an die dort (pag. 5—7) gegebenen Vorschriften gehalten. In einem Punkt machte die Absicht der Versuche sogar noch größere Vorsicht nöthig. Ich fand nämlich gelegentlich anderer Untersuchungen, bei denen ich Eier längere Zeit unbefruchtet lassen wollte, dass einige davon sich doch entwickelten, eine Erscheinung, die nicht anders zu erklären sein dürfte, als dass das Wasser Spermatozoen enthalten hat[1]). Diese Möglichkeit ist weder für das frisch aus dem Meer, noch für das aus dem Neapler Aquarium geschöpfte Wasser auszuschließen; auch Eier einer bei dem Versuch auszuschließenden Species könnten in dem Wasser enthalten sein. Ich habe desshalb stets nur mit filtrirtem Seewasser gearbeitet und halte die Erfüllung dieser Bedingung bei den in Rede stehenden Versuchen, wo die Charaktere einer einzigen Larve das Versuchsresultat bestimmen können, für unerlässlich.

Um die Form der echten, d. h. der aus kernhaltigen Eiern entstehenden Bastardlarve festzustellen und die Grenzen zu bestimmen, innerhalb deren sich dieselbe bewegen kann, ist es nothwendig, ausgedehnte Bastardirungen mit ganzen, ungeschüttelten Eiern anzustellen; nicht allein, um zunächst kernlose Eifragmente auszuschließen, sondern auch, weil das Fragmentiren, ja schon die Erschütterung des Schüttelns allein auch bei kernhaltigen Eiern Entwickelungsstörungen hervorrufen kann, worüber ich im nächsten Abschnitt Einiges mittheilen werde.

Rufe ich hier auf einen Augenblick das beabsichtigte Schlussexperiment ins Gedächtnis zurück: kernlose Fragmente von Sphaerechinus-Eiern mit Echinus-Samen zu befruchten und aus der Gestalt der entstehenden Larven einen Schluss auf die Fähigkeit des Eiprotoplasmas zur Übertragung mütterlicher Eigenschaften zu ziehen, so ergiebt sich, dass solche Schlüsse nur dann ganz und ohne Weiteres einwurfsfrei sein können, wenn die echte Bastardlarve (aus einem kernhaltigen Ei) ausnahmslos eine unverkennbare Mittelstellung zwischen den Larvenformen der bastardirten Species darstellt.

Diese Bedingung fand ich bei meinen Versuchen erfüllt. Es heißt darüber in meiner ersten Mittheilung: »Ich habe . . . solche Larven in großer Zahl und von vielen verschiedenen Eltern erzeugt, und es ist mir gewiss mehr als ein Tausend derselben unter den

---

1) Ganz entsprechende Beobachtungen hat Morgan (8) gemacht.

Augen gewesen. Das Resultat dieser Züchtungen war immer das nämliche: alle echten Bastarde, ohne eine einzige Ausnahme, repräsentiren sowohl in der Körpergestalt wie im Skelet eine ziemlich genaue Mittelform zwischen den beiden Eltern, eine neue durchaus charakteristische Form, welche sofort als solche zu erkennen ist und mit keiner der beiden elterlichen Larvenformen verwechselt werden kann.«

Bevor ich dies an der Hand der Abbildungen näher begründe, muss ich hier eine Angabe SEELIGER's über die Bilder, durch die ich diesen Satz in meiner vorläufigen Mittheilung illustrirt habe, richtig stellen. SEELIGER betont (pag. 205), dass man bei Vergleichung der Larven streng darauf achten müsse, dass nur vollständig gleiche Entwickelungsstadien in Parallele gesetzt werden. Ich hätte dies nicht gethan, ich hätte von Echinus eine alte, von Sphaerchinus eine junge, von der Bastardlarve ein Zwischenstadium zwischen jenen beiden abgebildet. Und es heißt dann wörtlich: »Das scheint mir einer der wichtigsten Gründe dafür zu sein, dass die Bastardlarve in ihrem Habitus zwischen den väterlichen und mütterlichen Larven die Mitte zu halten scheint.«

Es klingt dies ungefähr so, als wenn ein Autor von drei jungen Anuren den einen als Mittelform zwischen den beiden anderen nachweisen wollte und man sagte ihm nach, er habe dies dadurch zuwege gebracht, dass er von dem einen ein Stadium mit Larvenschwanz und ohne Beine, von dem anderen ein solches mit rückgebildetem Schwanz und vier Beinen, von seiner »Mittelform« aber ein Stadium mit einschrumpfendem Schwanz und Hinterbeinen zu Grunde gelegt habe. Und der Leser muss durch jene Darstellung SEELIGER's, obgleich dies wohl gar nicht in der Absicht des Verfassers gelegen haben kann, zu der Meinung geführt werden, als ob der von mir aufgestellte Satz: die Bastardlarve stellt eine Mittelform dar, im Wesentlichen nur durch eine bestimmte unberechtigte Auswahl verschieden alter Larven ermöglicht sei. Dass dies nicht so ist, dafür brauche ich nur anzuführen, dass SEELIGER meine Angabe über die Mittelform der Bastardlarve wenigstens für einen Theil seiner eigenen Bastardlarven vollkommen bestätigt gefunden hat.

Im Übrigen aber wird SEELIGER's Behauptung schon dadurch hinfällig, dass die von mir abgebildete Bastardlarve nicht wie SEELIGER sagt, ein Zwischenstadium zwischen den abgebildeten Originallarven repräsentirt, sondern dass sie von den drei abgebildeten

Larven sogar die älteste ist, was am besten daraus erhellt, dass sie — ich reproducire sie in Fig. 6 und gebe in Fig. 5 die zugehörige Frontalansicht — fast genau mit SEELIGER's Larve Fig. 36 vom zwölften Tage übereinstimmt.

Richtig ist, dass ich von der Sphaerechinus-Larve ein beträchtlich jüngeres Stadium abgebildet habe, als von den beiden anderen; zwar nicht, wie SEELIGER meint, von 47 Stunden, aber doch etwa von 57 Stunden, während die damals abgebildete Echinus-Larve vom fünften oder sechsten Tag stammt und auch im fertigen Zustand nicht viel anders aussieht. Dies geschah natürlich nicht, weil etwa durch diese Zusammenstellung, wie SEELIGER's Besprechung andeutet, die Mittelstellung im Habitus der Bastardlarve eine deutlichere würde, sondern nur mit Rücksicht darauf, dem Leser das Verständnis der Skeletverhältnisse zu erleichtern. Es ist oben dargelegt, dass die — im Zuchtgefäß — erwachsene Sphaerechinus-Larve im Skelet viel höher organisirt ist als die Echinus-Larve; vor Allem geben ihr die im Scheitel auftretenden Verbindungsstäbe ein Aussehen, das von dem der Echinus-Larve sehr erheblich abweicht. Man kann sagen: Die Sphaerechinus-Larve macht die der fertigen Echinus-Larve entsprechende Skeletform auf viel jüngeren Stadien durch. Wenn man diese jüngeren Stadien kennt, die allmählich zu jener komplicirten Konfiguration hinführen, so erkennt man ja auch noch in ihr den gleichen Typus wieder; aber in einer kurzen Mittheilung, wo möglichst wenig Abbildungen gegeben werden sollten und ausführliche Erörterungen zu vermeiden waren, würde die in Fig. 4 dieser Arbeit abgebildete alte Larve dem Verständnis erhebliche Schwierigkeiten bereitet haben. Dazu kam noch ein weiteres Moment, welches mich veranlasste, in der vorläufigen Mittheilung nach reiflicher Überlegung eine sehr junge Sphaerechinus-Larve abzubilden. Der charakteristische Skelethabitus der fertigen Sphaerechinus-Larve, der auf dem Vorhandensein des gleichsam durch vier Säulen getragenen Scheitelvierecks beruht, wird vorgebildet durch gewisse Skeletäste, welche schon frühzeitig auftreten und später durch Gegeneinanderwachsen jene Anordnung hervorbringen. Dem Echinus-Skelet fehlt nicht nur jene charakteristische Bildung, sondern es fehlen ihm auch die Anlagen dazu, wie sie bei Sphaerechinus in dem Auftreten des Scheitelastes am Oralstab, in der Verzweigung der Scheitelstäbe frühzeitig erkennbar sind. Dies ist für die Beurtheilung der Bastardlarve von großer Wichtigkeit. Denn wenn ihr Skelet bei einer jungen

Larve eine Mittelstellung zwischen den elterlichen einnimmt, so heißt dies, dass die zu jenem Viereck führenden Skeletbildungen zwar unter Umständen erkennbar, aber niemals so hoch ausgebildet sein dürfen, dass sie später jene Verbindung wirklich herstellen könnten. Mit anderen Worten: die Mittelstellung des Bastardlarven-Skelets auf dem frühen Stadium schließt für das spätere eine erhebliche Annäherung an das fertige Sphaerechinus-Skelet ganz aus, und es muss auf den späteren Stadien den Anschein gewinnen, als habe die Bastardlarve viel mehr Neigung zur väterlichen als zur mütterlichen Form. Eine ausführliche Erörterung an der Hand zahlreicher Abbildungen macht diesen wichtigen Punkt ja vollkommen klar; eine einfache Nebeneinanderstellung der drei erwachsenen Larven allein würde dagegen zu irrigen Vorstellungen führen müssen.

Das war der Hauptgrund für die Wahl einer so jungen Sphaerechinus-Larve; ich konnte eine solche wählen, weil ihr äußerer Habitus, wie er in der gegebenen Profilansicht zum Ausdruck kommt, keine übertriebene Vorstellung von dem Unterschied der Sphaerechinus- von der Echinus-Larve erweckt oder gar die Mittelstellung der Bastardlarve deutlicher erscheinen lässt, als es bei Nebeneinanderstellung gleichalteriger Larven der Fall ist. Dies wird sich zeigen, wenn ich nun solche gleich alte Larven mit einander vergleiche.

Bastardlarven, wie ich sie in meinen ältesten Zuchten fand, sind in Fig. 5—9 wiedergegeben. Sie stellen nicht genau das gleiche Entwickelungsstadium dar; die Larve Fig. 5 und 6 ist gegenüber denen der Fig. 7 und 8 zurückgeblieben. Das kommt daher, dass sich nicht alle Bastardlarven gleich rasch entwickeln. Die Larve der Fig. 5 und 6 wird vielleicht mit den Sphaerechinus-Larven Fig. 1 und 2 in Parallele zu stellen sein, Fig. 7 und 8 mit Fig. 3 und 4.

Achtet man zuerst auf die Körpergestalt, so ist die Mittelstellung des Bastards bei allen Larven aufs deutlichste zu konstatiren. Die Bastardlarve ist plumper als die Echinus-, schlanker als die Sphaerechinus-Larve. Das Verhältnis von Höhe zur Entfernung der Analarme, bei Echinus wie 3,1 : 1, bei Sphaerechinus wie 1,2 : 1, ist beim Bastard der Fig. 7 wie 1,7 : 1. Die Bucht zwischen Oral- und Anallappen, bei Echinus sehr tief, bei Sphaerechinus sehr seicht, steht beim Bastard etwa in der Mitte zwischen beiden. Der Ausschnitt im Orallappen, bei Echinus tief, bei Sphaerechinus ganz fehlend, ist beim Bastard (Fig. 7 und 8) als seichte Einbiegung

vorhanden. Der Scheitel, bei Echinus spitz, bei Sphaerechinus breit, zeigt beim Bastard gleichfalls einen mittleren Zustand.

Wichtiger ist die Mittelstellung im Skelet; drei Abschnitte desselben kommen nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen in Betracht: 1) die Endigung der Scheitelstäbe, 2) das Skelet der Analarme, 3) der Scheitelast des Oralarmes.

Was den ersten Punkt anlangt, so hat Echinus hier die keulenförmige Anschwellung ohne Astbildung, Sphaerechinus die geweihartige Verzweigung ohne Anschwellung. Die Bastardlarven zeigen, wie alle Abbildungen lehren, eine Vereinigung dieser beiden Merkmale. Überall, besonders bei den älteren Larven (Fig. 7, 8 und 9), wird der Scheitelstab gegen das Ende massig, klumpig, und bringt darin die väterlichen Vererbungstendenzen zum Ausdruck; überall zeigt er zugleich eine ausgesprochene Tendenz zu einer freilich höchst mannigfaltigen und unregelmäßigen Verzweigung, als Erbtheil der Mutter.

Das Skelet der Analarme, bei Echinus aus einem, bei Sphaerechinus aus typisch vier Stäben mit queren Brücken gebildet, zeigt beim Bastard gleichfalls stets eine Mittelstellung, indem hier zwei (Fig. 5—8) oder drei (Fig. 9) parallele Stäbe vorhanden sind.

In Bezug endlich auf den dritten Hauptunterschied im Skelet der Originallarven: das Vorhandensein oder Fehlen des Scheitelastes am Oralarm, können die Bastardlarven nur dadurch eine Mittelstellung darbieten, dass dieser Ast bei einem Theil der Larven vorhanden ist, bei einem anderen fehlt. Und so verhält es sich in der That. Gewöhnlich folgen die Larven hierin dem väterlichen Typus, so in allen meinen Abbildungen Fig. 5—9; dagegen zeigen die Zwerglarven Fig. 36 und 37 den Oralast angedeutet.

Ich stelle umstehend die unterscheidenden Merkmale der drei Larven nochmals tabellarisch zusammen und denke, man wird auf Grund dieser Merkmale die Behauptung meiner vorläufigen Mittheilung, dass der echte Bastard sowohl in der Körpergestalt wie im Skelet eine ziemlich genaue Mittelform zwischen den beiden Eltern repräsentirt, gerechtfertigt finden. Der Bastard bildet in der That »eine neue durchaus charakteristische Form, welche sofort als solche zu erkennen ist und mit keiner der beiden elterlichen Larvenformen verwechselt werden kann«.

Wie ich damals schon betonte, habe ich diese Mittelstellung bei allen aus ganzen Eiern gezüchteten Bastardlarven ohne eine einzige Ausnahme konstatiren können. Eine Variabilität derselben

innerhalb gewisser Grenzen kommt allerdings vor; dieselbe wird gewiss zum Theil darauf beruhen, dass in einem Fall die väterlichen, im anderen Fall die mütterlichen Vererbungstendenzen etwas stärker zur Geltung kamen. Doch führt dieses Moment nie zu einer so starken Annäherung an die eine oder andere der beiden elterlichen Formen, dass ein Zweifel, ob man diese oder einen Bastard vor sich hat, entstehen könnte, und ich vermag überhaupt diesem Moment nur eine untergeordnete Bedeutung für die Variationen, die

	Echinus microtuberculatus	Sphaerechinus granularis	Bastard von Echinus microtuberculatus ♂ und Sphaerechinus granularis ♀
Körperform	schlank, mit spitzgerundetem Scheitel	plump, mit plattem trapezförmigem Scheitel	steht in der Mitte zwischen beiden Zuständen
Verhältnis zwischen Entfernung der Analarme und Höhe der Larve	1 : 3,1	1 : 1,2	1 : 1,7
Bucht zwischen Oral- und Anallappen	sehr tief	sehr seicht	ungefähr von mittlerer Tiefe
Ausschnitt des Orallappens	tief	fehlend	in d. Regel schwach entwickelt
Endigung des Scheitelstabes	Keule ohne Verästelung	Geweih mit typisch drei Ästen	keulenförmige Anschwellung mit Verästelung
Verhalten des Oralstabes	Scheitelast fehlend	Scheitelast vorhanden	Scheitelast vorhanden oder fehlend
Verhalten der Analstäbe	ein einfacher Analstab	drei bis fünf Analstäbe mit queren Brücken	zwei bis drei Analstäbe ohne Querbrücken

bei den Bastarden vor Allem im Skelet bestehen, zuzuerkennen. Der Hauptsache nach beruhen diese Verschiedenheiten, meines Erachtens, darauf, dass die Bastardlarve vor die Aufgabe gestellt ist, einen Kompromiss zwischen väterlichen und mütterlichen Eigenschaften durchzuführen, der in verschiedener Weise möglich ist.

Wenn verschiedene Menschen angeben sollten, wie sie sich eine Mittelform zwischen der Keule von Echinus und dem Geweih von Sphaerechinus denken, so würden gewiss sehr mannigfache Bilder

zu Stande kommen, die alle dieser Forderung des Mittels genügen. So ist es auch in der Natur. Man kann eben nur verlangen, dass das Ende des Scheitelstabes bei der Bastardlarve einerseits eine gewisse Tendenz zur Verzweigung von der Mutter her, andererseits eine solche zu kolbiger Anschwellung vom Vater her zur Schau trägt. In wie klarer, wenn auch wechselnder Weise dies erreicht wird, lehren meine Abbildungen. Bei den Verschiedenheiten, die hier auftreten, ist überdies im Auge zu behalten, dass, wie oben berichtet und durch Fig. 15—22 illustrirt wurde, die Verzweigung schon bei Sphaerechinus sehr variabel ist. Und doch hat dieselbe hier eine ganz bestimmte Aufgabe zu lösen, nämlich in der alten Larve das Scheitelviereck zu bilden, was beim Bastard wegfällt.

Gleiche Erwägungen sind bei den Variationen im Skelet der Analarme maßgebend. Der überwiegende Zustand bei der Bastardlarve sind zwei Stäbe, die bis zur Spitze verlaufen. Als weiteste Annäherung an die väterliche Form ist das Verhalten zu bezeichnen, das in den Fig. 5, 7 und 8 besteht, wo nur auf der einen Seite beide Stäbe das Ende des Armes erreichen, während auf der anderen Seite neben einem langen Stab ein kurzer aufgetreten ist. Dass nur ein Stab vorkäme, habe ich niemals beobachtet[1]). Auf der anderen Seite kommen Fälle mit drei Stäben vor, so in der Larve der Fig. 9, die das gleiche Verhalten auch auf der anderen Seite darbietet. Die für Sphaerechinus so charakteristischen Querbrücken habe ich bei den Bastarden niemals gefunden. Auch in diesem wichtigen Charakter also nimmt der Bastard eine Mittelstellung ein, die nie einen Zweifel lässt. Die Variationsbreite zwischen dem Zustand der Fig. 5, 7 und 8 und dem der Fig. 9 mag zum Theil darauf beruhen, dass dort die väterlichen, hier die mütterlichen Tendenzen stärker wirksam waren. Berücksichtigt man aber, dass die Zahl der Analstäbe bei Sphaerechinus zwischen drei und fünf, ja sogar sechs variiren kann, dass häufig mit vier Stäben auf der einen Seite drei auf der anderen kombinirt sind, so wird die Variabilität und gelegentliche Asymmetrie der Bastardlarve schon hieraus ihre genügende Erklärung finden.

Eine Vergleichung dieser meiner Ergebnisse über die Bastardzuchten mit den sehr abweichenden SEELIGER's verschiebe ich auf

[1]) Ich bemerke, dass kurze Stäbe, wenn sie sich mit den langen decken, leicht übersehen werden können.

den letzten Abschnitt, um vorher meine Resultate an zerschüttelten Sphaerechinus-Eiern bei Befruchtung mit Echinus-Samen mitzutheilen. Schon oben habe ich gelegentlich erwähnt, dass das Schütteln und besonders das Fragmentiren einen störenden Einfluss auf die Formbildung der Larve ausüben kann. Diese Erscheinung verlangt bei der Beurtheilung der Bastardlarven aus Eifragmenten eine so eingehende Berücksichtigung, dass ich sie vorher in einem besonderen Abschnitt näher erläutern will.

4. Entwickelungsstörungen an geschüttelten Eiern.

Untersuchungen hierüber müssen mit Eiern und Samen der gleichen Art angestellt werden, um die eventuell nebenher noch zu Abnormitäten (Asymmetrien) führende Wirkung der Bastardirung auszuschließen. Was ich im Folgenden darüber mittheile, bezieht sich ausschließlich auf Versuche mit Echinus microtuberculatus.

Meine Beobachtungen an den hier erzeugten Zwerglarven führen vor Allem zu dem Satz, dass Bruchstücke unter einer gewissen Größe zwar noch Larven geben, aber von so missgebildeter Form, besonders im Skelet, dass der Charakter der Larve vollständig verwischt ist. Dieser deformirende Einfluss des Fragmentirens schwindet um so mehr, je größer die Fragmente sind, ohne sich jedoch vollständig zu verlieren. Das heißt: es kommen von einer gewissen Größe an zwar vollkommen normal gebildete Larven vor, aber neben diesen in allmählich absteigendem Procentsatz Abnormitäten und vor Allem Asymmetrien, besonders im Skelet, der Art, dass entweder normale Skeletstücke fehlen, oder Theile angelegt sind, die die normale Larve nicht besitzt[1]). Ich gebe hierzu in Fig. 28—32 und Fig. 34 und 35 einige Beispiele.

Fig. 28 und 30 zeigen sehr kleine, in der Körperform wie im Skelet stark missgebildete Formen, denen von den Echinus-Charakteren nichts anzusehen ist. Dagegen ist die gleichfalls sehr kleine Larve der Fig. 29 verhältnismäßig besser entwickelt. Sie zeigt wenigstens die schlanke zugespitzte Kegelform der typischen Echinus-Larve, wogegen Oral- und Anallappen kaum angedeutet sind. Im Skelet sind die Scheitelstäbe mit ihrer Keule typisch entwickelt, dessgleichen die verschmolzenen Mittelstäbe; in der rechten Hälfte findet sich ein ziemlich gut ausgebildeter Oralstab und ein winziger

[1]) Auch Mehrfachbildungen kommen an Material, das vor der Befruchtung geschüttelt worden ist, nicht ganz selten vor.

Analstab, links fehlt der Oralstab gänzlich; wo Scheitelstab und Mittelstab in einander übergehen, ragen zwei kurze Stäbchen hervor. Eine vollständig normale Larve von solcher Kleinheit, wie sie die Larve der Fig. 29 zeigt, erinnere ich mich überhaupt nicht gesehen zu haben. Doch muss ich bemerken, dass ich mir seiner Zeit hierüber genaue Notizen nicht gemacht habe und dass mir jetzt nur noch ein Paar Präparate von solchen Zwerglarven übrig geblieben sind.

In Fig. 35 ist das Skelet einer mittelgroßen Zwerglarve abgebildet, das, fast übermäßig schlank, in den Scheitel- und Analstäben normal gebildet ist. Die Oralstäbe dagegen — und dem entsprechend der ganze Orallappen — sind außerordentlich kurz und besitzen beide, gewissermaßen als Ersatz dafür, einen Scheitelast, der ein Charakteristikum der Sphaerechinus-Larve darstellt, wogegen er bei normalen Echinus-Larven niemals beobachtet wird. In gewissem Sinn ein Gegenstück zu dieser Larve ist in Fig. 32 wiedergegeben. Abgesehen von der nicht ganz typischen Bildung der Scheitelstabenden ist diese Larve dadurch bemerkenswerth, dass der Anallappen ganz rudimentär ist und demgemäß auch die Analstäbe sich nur als kurze Stummel entwickelt finden. Außerdem liegt eine Abnormität darin, dass die Enden der Mittelstäbe nicht auf einander treffen.

Interessant ist ferner die in Fig. 31 abgebildete schon recht große Zwerglarve. Auch hier ist der eine Scheitelstab etwas abnorm; die Hauptsache aber ist in der Asymmetrie des Orallappens zu sehen. Der linke Oralarm fehlt gänzlich und ebenso fehlt jede Spur des zugehörigen Oralstabes. Dafür ist auf dieser Seite neben dem typischen langen Analstab, der an ungewöhnlicher Stelle entspringt, noch ein zweiter halb so langer Analstab ausgebildet.

Fast von Normalgröße ist die Larve der Fig. 34. Ihre Besonderheit liegt in dem breiten Scheitel. Die Scheitelstäbe, die sich bei der normalen Larve mit ihren keulenförmigen Enden berühren, verlaufen hier völlig parallel. Im Übrigen ist diese Larve normal gebildet, nur besitzt sie noch ein überzähliges ganz asymmetrisches Skeletstück im Orallappen.

Ich bemerke, dass die beschriebenen Fälle keineswegs Seltenheiten sind. Sie finden sich neben manchen anderen in zwei Kanadabalsampräparaten, den einzigen, die ich mit erhaltenem Skelet von Larven aus geschüttelten Eiern noch besitze.

Wodurch diese Entwickelungsstörungen bedingt sind, ob der

Verlust von Eisubstanz, ob die Deformirung der Eigestalt, ob Verlagerungen im Eikörper oder andere Momente daran die Schuld tragen, vermag ich nicht anzugeben. Sicher aber ist, dass das Schütteln allein, auch ohne Absprengung von Protoplasmatheilchen, Missbildungen hervorrufen kann, wenn auch viel seltener und in viel geringerem Maße als an Fragmenten. Vor Allem kann das Schütteln die Form beeinflussen, es kann die Larven schlanker oder plumper machen als normal, aber auch Abnormitäten in der Skeletbildung kommen vor. Ich verweise hierzu auf die unzweifelhaft aus einem ganzen Ei entstandene Larve Fig. 33, in der der rechte Oralarm abnorm verkürzt ist. Wieder zeigt sich die gleiche Erscheinung wie in Fig. 35, dass der Oralstab dieser Seite einen Scheitelast gebildet hat.

Fälle, wie die beiden eben genannten, sowie der der Fig. 31 weisen auf eine gewisse Korrelation in den an verschiedenen Orten auftretenden Skeletmissbildungen einer und derselben Larve hin. Man könnte sagen: wenn an einem Ort durch Fehlen eines Skeletstückes Kalk gespart wird, lagert sich derselbe in einem abnormen Stück ab.

Die Fälle der Fig. 32 und 34 folgen allerdings diesem Satz nicht. In Fig. 32 sind die Analstäbe rudimentär, ohne dass irgend ein anderer Theil verstärkt oder ein abnormer gebildet wäre. In Fig. 34 umgekehrt liegt ein überzähliges Skeletstück vor, ohne dass an den typischen Theilen ein Defekt zu konstatiren wäre.

Schließlich ist für die Beurtheilung der in Fig. 33, 34 und 35 abgebildeten Abnormitäten noch in Betracht zu ziehen, dass nach Joh. Müller (Taf. V und VII) bei den Larven von Echinus (Strongylocentrotus) lividus, wenn sie älter werden, neben anderen neuen Skeletästen ein kurzer Scheitelast am Oralstab auftritt, sowie ein stimmgabelförmiges Stück im Orallappen. Vermuthlich werden ähnliche Bildungen auch an den älteren Larven von Echinus microtuberculatus zur Entfaltung gelangen. Die Missbildungen der letztgenannten Larven könnten sonach in ihrer Richtung durch jene normaler Weise erst viel später hervortretende Tendenz beeinflusst sein.

Es wäre vielleicht ganz lohnend, diesen Dingen an einem großen Untersuchungsmaterial speciell nachzugehen; für die hier verfolgten Zwecke ist nur die Thatsache wichtig, dass das Schütteln und vor Allem das Fragmentiren sehr häufig Missbildungen hervorruft.

Denn wenn es sich nun darum handelt, für die aus einem Sphaerechinus-Eifragment mit Echinus-Samen erzeugte Larve anzugeben,

welchem Typus sie folgt, so könnte die Nichtberücksichtigung dieses Umstandes zu groben Täuschungen Veranlassung geben. Die Sache hätte ja weiter keine Schwierigkeiten, wenn es sich nur um so klare und weitgehende Deformirungen handeln würde, wie sie in Fig. 28 und 30 gezeichnet sind. Solche Larven schließt man eben ohne Weiteres aus. Irreführend dagegen können Missbildungen geringerer Art sein, die den Skelettypus im Wesentlichen unverändert lassen, wie sie in Fig. 31—35 dargestellt sind. Denn wie diese Figuren lehren, **kann das Schütteln allein an einer Larve eine Eigenthümlichkeit hervorrufen, die diesem Larventypus normaler Weise fehlt, und, was noch wichtiger ist, einem anderen Larventypus normaler Weise zukommt.**

Es können, mit anderen Worten, an einer Larve aus einem Eifragment Eigenschaften auftreten, die scheinbar Charaktere eines anderen Larventypus sind.

Schon die wenigen Missbildungen von Echinus, die ich noch vorführen kann, illustriren diesen Satz aufs klarste. In den Larven der Fig. 31, 33, 34 und 35 hat das Schütteln zu Skeletbildungen geführt, die sich wie Charaktere der oben geschilderten Bastardlarven, ja wie reine Sphaerechinus-Charaktere ausnehmen. Der Scheitelast des Oralarmes in Fig. 33 und 35 ist eine Eigenthümlichkeit von Sphaerechinus und man würde ihn, träte er in einer Bastardlarve auf, als ein Erbtheil der mütterlichen Form auffassen, wiewohl er selbstverständlich auch dort als reine Missbildung entstehen kann. — Die Larve der Fig. 31 besitzt als Missbildung einen doppelten Analstab, der bei Echinus microtuberculatus normaler Weise nie vorkommt, dagegen ein Hauptmerkmal des Bastards bildet. — In der Larve der Fig. 34 sind die Enden der Scheitelstäbe weit aus einander gerückt, eine Eigenthümlichkeit, die unter Umständen eine Annäherung an den Sphaerechinus-Typus vortäuschen könnte.

Alle die genannten Fälle zeigen, dass Missbildungen bei einer reinen Echinuslarve eine scheinbare Annäherung an die komplicirtere Bastardform oder die Sphaerechinus-Form bewirken können. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass mindestens ebenso leicht bei einer echten Bastardlarve Abnormitäten eintreten können, die deren Skelet dem Echinus-Typus näher bringen. Hier wird vor Allem das Ausfallen normaler Skeletstücke in Betracht kommen. Wie Fig. 31 lehrt, kann der Oralstab völlig fehlen; in Fig. 32 sind die Analstäbe äußerst rudimentär und ähnliche Defekte lassen sich

häufig beobachten. Man kann danach mit Sicherheit erwarten, dass bei echten Bastarden aus Eifragmenten gelegentlich der eine Analstab ausfallen wird und dadurch eines der wichtigsten Bastardmerkmale in scheinbarer Befolgung des rein väterlichen Typus verschwindet.

Man könnte auf Grund solcher Thatsachen und Erwägungen glauben, dass bei einer Bestimmung des Larventypus aus bastardirten Eifragmenten der Willkür Thür und Thor geöffnet sei und dass jede Sicherheit aufhöre. Ich gedenke im nächsten Abschnitt zu zeigen, dass es so schlimm nicht ist.

5. Die Bastarde aus Fragmenten von Sphaerechinus-Eiern bei Befruchtung mit Echinus-Samen.

Nachdem ich gefunden hatte, dass sich kernlose Eifragmente bei Befruchtung mit Samen der gleichen Art zu Larven entwickeln und dass echte aus ganzen Eiern gezüchtete Bastarde von Echinus (♂) und Sphaerechinus (♀) eine unverkennbare Mittelstellung einnehmen, bastardirte ich nun zerschüttelte Eier von Sphaerechinus mit Echinus-Samen in der Erwartung, dass schon ein einziger Versuch dieser Art die aufgeworfene Vererbungsfrage zur Entscheidung bringen müsse.

Ich erhielt auch gleich aufs erste Mal neben normal großen Larven von dem oben geschilderten Bastardtypus eine große Anzahl von Zwerglarven, und ich brauche kaum zu sagen, mit welcher Spannung ich dieselben nun durchmusterte. Allein, wenn ich auch nicht selten bei der ersten Betrachtung einer Larve glaubte, den reinen Echinus-Typus vor mir zu haben, so ergab sich doch jedes Mal, besonders unter Berücksichtigung des im vorigen Abschnitt Auseinandergesetzten, dass dies Täuschung war und dass überall, wenn auch abgeschwächt, die Bastardmerkmale vorhanden waren. Und so ist mir bei diesem ersten nach der Zahl der Zwerglarven sehr günstigen Versuch keine einzige Larve mit rein väterlichem Typus vor Augen gekommen.

Ich habe in Fig. 36—42 eine Anzahl von den damals nach dem Leben entworfenen Skizzen von solchen Zwerglarven aus dieser ersten Zucht wiedergegeben. Sie enthalten die extremsten Variationen, die mir begegnet sind. Fast alle zeigen gegenüber den in Fig. 5—9 abgebildeten Larven aus ganzen Eiern mehr oder weniger deutlich den missbildenden Einfluss des Schüttelns, wie er sich in Asym-

metrie, gröberen Formstörungen, Verkürzung von Oral- oder Anallappen etc. äußert. Aus diesen Gründen ist bei solchen Larven auf die Körperform nicht allzuviel Gewicht zu legen und ich werde, obgleich gewiss alle Larven von Fig. 36—42 die Bastardgestalt nicht verleugnen, auf diesen Punkt im Folgenden nicht weiter Rücksicht nehmen. Auch die Skelette zeigen hier und dort Defekte; in der Larve Fig. 38 fehlt der eine Oralstab, in der der Fig. 40 ist die ganze Skeletform stark alterirt.

Fig. 42 stellt eine Larve fast von Normalgröße dar, auch in Form und Skelet ziemlich wohl gebildet. Die Bastardmerkmale treten deutlich hervor; auffallend ist die Beschaffenheit der Analstäbe. Während nach dem oben Dargelegten bei der Bastardlarve gewöhnlich zwei parallele Stäbe unabhängig aus dem Centralbereich des Skelets entspringen und ohne weitere Beziehung neben einander herziehen, finden wir hier nur eine Wurzel, die sich auf der einen Seite gabelt, auf der anderen in einen Hauptstab übergeht, der durch zwei kurze Brücken mit einem kurzen Parallelstab verbunden ist. Daneben ragt aus dem Hauptstab noch ein freies Ästchen heraus. Diese Eigenthümlichkeit, die auch in Fig. 37 und 38 auf der einen Seite ähnlich verwirklicht ist, erklärt sich leicht aus den Analstabverhältnissen von Sphaerechinus.

Fig. 37 soll illustriren, wie kleine Zwerglarven noch in allen Stücken den Bastardtypus aufs beste darbieten können; die klumpige Verästelung der Scheitelstäbe, der doppelte Analstab, auf der einen Seite auch ein kurzer Scheitelast des Oralstabes sind vorhanden.

Sehr häufig aber macht sich bei Zwerglarven von dieser Größe ein gewisser Defekt in den Enden der Scheitelstäbe geltend. Schon die reine Echinus-Zwerglarve Fig. 32 lehrt, wie die normaler Weise so überaus typische Echinus-Keule abgeschwächt sein kann. Ähnliches kommt auch an Zwergbastarden zur Beobachtung; sowohl die Anschwellung wie die Verzweigung, welche in den Enden der Scheitelstäbe von den beiden Eltern her kombinirt werden, sind unter Umständen wesentlich reducirt. Dabei muss freilich bemerkt werden, dass die Bastardlarven, wenn sie auch alle gleich alt sind, doch nicht genau die gleiche Entwickelungsstufe repräsentiren und dass die abgebildeten Larven vielleicht später die Bastardform noch charakteristischer ausprägen könnten. Immerhin kommt fast überall der Bastardtypus noch gut zur Erscheinung, so in Fig. 41, 36, 40 auf der linken Seite, 38 auf der linken Seite. Dagegen könnten

Scheitelstäbe, wie in Fig. 39, 38 und 40 links, ebenso gut an einer reinen Echinus-Zwerglarve vorkommen.

Dies führt mich nun auf eine genauere Analyse der Skelette Fig. 39 und 40, welche in allen Stücken die weiteste Annäherung an die väterliche Form darbieten. Betrachtet man zuerst Fig. 40, so trägt dieselbe in ihrer rechten Skelethälfte (in der Figur links) deutliche Bastardmerkmale zur Schau. Der Scheitelstab ist tief in zwei Äste gespalten und es findet sich neben einem langen ein kurzer Analstab. Die linke Hälfte dagegen zeigt fast den reinen Echinus-Typus; der Scheitelstab ist keulenförmig angeschwollen und seine Zacken können kaum als Tendenz zur Verzweigung angesehen werden. Der Analstab, an abnormer Stelle entspringend, ist einfach. Ähnlich ist das in Fig. 39 annähernd in Profilansicht gezeichnete Skelet. Die rechte tiefer gelegene Hälfte könnte unbedenklich für den Echinus-Typus gehalten werden, links hat die Larve neben dem langen noch einen kurzen Analstab und an dem verdickten Ende des Scheitelstabes einen gut ausgeprägten Seitenzweig.

Solche Larven sind es, die ich beim ersten Anblick als echte Echinus-Formen angesehen habe; und auch jetzt halte ich es nicht geradezu für ausgeschlossen, dass der reine Echinus-Typus durch Missbildungen, wie sie oben geschildert worden sind, in dieser Gestalt erscheinen könnte. Unzweifelhafte Missbildungen sind ja sowohl in der Larve der Fig. 40 wie in der der Fig. 39, hier in der Stellung der Mittelstäbe, vorhanden; einen kurzen zweiten Analstab als M i s s b i l d u n g zeigt auch die echte Echinus-Larve Fig. 31; und so bleibt also bei beiden Larven nur die e i n s e i t i g vorhandene Gabelung des Scheitelstabes als ein Merkmal, welches ich als M i s s b i l d u n g bei reinen Echinus-Larven nie gesehen habe, übrig.

Wie gesagt, wird man die Möglichkeit zugeben müssen, dass solche Formen als Missbildung des reinen Echinus-Typus entstehen könnten; aber ebenso klar ist, dass man sie bei diesen Versuchen nicht als solche in Anspruch nehmen darf. Denn es ist gewiss viel wahrscheinlicher, dass ihre Ähnlichkeit mit Echinus-Larven auf Missbildung des Bastardtypus, und zwar auf mangelnder oder ungenügender Entfaltung gewisser Theile beruht.

Es waren also, wie ich besonders betone, keineswegs etwa solche zweifelhafte Formen, die ich benutzt habe, um daraus die Existenz des rein väterlichen Typus bei gewissen Zwerglarven abzuleiten: Vielmehr rechnete ich schon damals Larven der fraglichen

Art als Bastarde. Und mein Schluss nach diesem ersten Versuch war also gerade der entgegengesetzte als der, zu dem ich schließlich gelangte. Denn da ich nicht zweifelte, dass ein Theil der Zwerglarven aus kernlösen Fragmenten stammen müsse, hielt ich es für sicher, dass das Ei auch ohne Kern die mütterlichen Eigenschaften auf den neu entstehenden Organismus übertragen könne. Und es handelte sich mir nur noch darum, dies durch isolirte Züchtung mit voller Sicherheit zu beweisen.

Als ich aber nun daran ging, kernlose Fragmente von Sphaerechinus-Eiern zu isoliren[1]) und mit Echinus-Samen zusammenzubringen, musste ich, wie ich schon berichtet habe, die Erfahrung machen, dass von etwa 200 isolirten Fragmenten kein einziges sich entwickelte und so viel ich beobachtet habe, in kein einziges überhaupt ein Spermatozoon eingedrungen war. Man könnte denken, es sei der Mangel des Eikerns gewesen, der die Befruchtungsfähigkeit aufhob; allein es ist nicht einzusehen, warum Echinus-Samen, nachdem er einerseits Eifragmente von Sphaerechinus zu normaler Entwickelung zu bringen vermag und nachdem er kernlose Echinus-Eier ganz ebenso wie kernhaltige befruchtet, nun vor einem kernlosen Sphaerechinus-Ei Halt machen sollte. Vielmehr scheint mir die Erklärung für diesen Misserfolg in dem Umstand gesucht werden zu müssen, dass die Bastardbefruchtung zwischen Echinus (♂) und Sphaerechinus (♀) überhaupt nur bei einem sehr geringen Procentsatz von Eiern eintritt. Ich habe in meiner vorläufigen Mittheilung angegeben, dass auf 1000 Eier noch nicht ein befruchtetes kommt. Genauere Überlegung hat mich belehrt, dass diese Rechnung noch viel zu günstig ist. Denn ich habe mehrmals den gesammten Inhalt strotzend gefüllter Sphaerechinus-Ovarien, den man nach einer Berechnung von C. E. von Baer auf mehrere Millionen von Eiern schätzen darf, mit Echinus-Sperma zusammengebracht,

[1]) Seeliger giebt an (pag. 215), dass ihm die Untersuchung der lebenden Eitheile keine genügende Gewähr dafür zu bieten scheine, dass in der That weder Centrosom noch abgetrennte Kernpartikelchen in dem Eibruchstück vorhanden seien. Darauf muss ich erwidern, dass unter den oben für Echinus angegebenen Cautelen das Fehlen oder Vorhandensein des Kerns mit voller Sicherheit konstatirt werden kann, wenn auch der Kern in den Sphaerechinus-Eiern weniger deutlich hervortritt als bei Echinus. Die Möglichkeit, dass von dem Kernbläschen Theile abgespalten werden könnten, muss ich nach meinen Erfahrungen für ausgeschlossen halten. Was es aber mit dem Ei-Centrosoma für eine Bewandtnis hat, glaube ich kürzlich (4) in Übereinstimmung mit Wilson und Matthews (10) gezeigt zu haben.

ohne dass auch nur eine einzige Larve sich entwickelt hätte. Nach solchen Erfahrungen kann das Fehlschlagen bei jenen kaum 200 isolirten Fragmenten nicht im mindesten auffallend erscheinen.

Die Isolirungsarbeit lehrte mich aber noch eine zweite wichtige Thatsache kennen: dass es nämlich bei Sphaerechinus viel schwieriger ist als bei Echinus, durch das Schütteln kernlose Fragmente von genügender Größe zu erhalten. Die Sphaerechinus-Eier setzen dem Fragmentiren einen weit größeren Widerstand entgegen; gewöhnlich zerfällt ein Ei nicht in ein Paar größere Stücke, sondern von einem großen werden unbrauchbare kleine abgesprengt. Und der Kern liegt fast ausnahmslos in dem großen Stück.

Diese Thatsachen ließen mir das Ergebnis meines oben beschriebenen ersten Versuches in einem anderen Licht erscheinen. Denn es schien mir nun möglich, dass bei jener Zucht gar keine kernlosen Fragmente zur Entwickelung gekommen waren. Jedenfalls war klar, dass der Procentsatz von Larven aus kernlosen Fragmenten ganz verschwindend klein sein muss; und ich hatte von jener Zucht nicht einmal alle Larven Stück für Stück durchgeprüft.

Bei der kurzen Zeit, die mir noch zur Verfügung stand, konnte ich mich nicht mehr viel mit Isolirung kernloser Fragmente aufhalten; vielmehr wiederholte ich nun die Versuche an unausgesuchtem Schüttelmaterial, um wenigstens darüber vollkommene Sicherheit zu erlangen, ob wirklich die Zwerglarven wie die Larven aus ganzen Eiern ausnahmslos dem Bastardtypus folgten.

Hierbei nun fanden sich in spärlicher Zahl Zwerglarven — und nur solche — von reinem Echinus-Typus. Ich gebe in Fig. 12*ab* eine junge solche Larve in zwei Ansichten wieder, in Fig. 10 eine halb von vorn, halb von der rechten Seite gezeichnete ausgewachsene. Beide, besonders aber die letztere, zeigen alle echten Echinus-Charaktere. Die Körperform der Larve Fig. 10 ist allerdings etwas gedrungener als es normaler Weise bei Echinus der Fall ist; dagegen ist der spitze Scheitel, die tiefe Bucht zwischen Oral- und Anallappen, der tiefe Einschnitt des Orallappens in ganz typischer Weise ausgeprägt. Das Gleiche gilt für beide Larven hinsichtlich des Skelets.

Mag es also zunächst ganz in suspenso bleiben, ob diese Larven aus kernhaltigen oder kernlosen Fragmenten stammen, es sind jedenfalls keine defekten Formen, bei denen etwa durch mangelhafte Entfaltung gewisser Theile eine hochgradige Annäherung an die

Echinus-Form zu Stande gekommen wäre, sondern es sind durchaus wohlgebildete[1]) Larven, die auch in allen positiven Charakteren: Keule, Bucht zwischen Oral- und Anallappen, Ausschnitt des Orallappens, der Echinuslarve gleichen. Es sind Larven, an denen wirklich nur die väterlichen Eigenschaften zur Ausprägung gelangt sind.

Solche Larven, die ich, wie erwähnt, in meiner ersten Zucht vollkommen vermisst hatte, kamen überhaupt nur höchst spärlich vor. Ich habe im Ganzen zehn bis zwölf davon gesehen. Es war mit Rücksicht auf Nachuntersuchungen ein Fehler, dass ich diesen Punkt in meiner ersten Mittheilung nicht hervorgehoben habe. Denn, wie man sieht, ist es nothwendig, die Zwerglarven einer solchen Bastardzucht aufs genaueste eine um die andere durchzuprüfen und selbst dann ist nach meinen Erfahrungen schon eine große Neigung zur Bastardirung nöthig, damit man Aussicht hat, auf Larven von reinem Echinus-Typus zu stoßen.

Nach Allem, was im Vorausgehenden mitgetheilt und aus einander gesetzt worden ist, wird man für das Auftreten dieser Zwerglarven von reinem Echinus-Typus keine andere Erklärung finden können, als dass sie aus kernlosen Fragmenten hervorgegangen sind. Denn wenn beim Vorhandensein eines Eikerns diese Form entstehen könnte, so wäre es doch ein unbegreiflicher Zufall, wenn sie gerade nur als seltene Ausnahmen ausschließlich bei Zwerglarven auftreten sollte. Überdies aber giebt es nun noch ein Kriterium, welches mit großer Sicherheit anzugeben gestattet, ob eine Larve aus einem kernlosen oder kernhaltigen Fragment entstanden ist. Dieses Kriterium liegt in der Größe der Kerne.

6. Das Verhältnis der Kerngröfse bei Larven aus kernhaltigen und kernlosen Eiern.

In meiner vorläufigen Mittheilung hatte ich angegeben, dass Larven aus kernlosen Fragmenten beträchtlich kleinere Kerne besitzen als solche aus kernhaltigen Bruchstücken, und dass man es auf Grund dieser Eigenthümlichkeit einer fertigen Larve noch ansehen könne, ob sie aus einem kernhaltigen oder kernlosen Bruchstück stammt. Sowohl Morgan wie Seeliger bestreiten diese

[1]) Die Larve der Fig. 10 zeigt fast unmerkliche Symmetriestörungen.

Möglichkeit, freilich nicht auf Grund direkter Beobachtung, der Art, dass sie wirklich Larven, die nachweisbar beiderlei Ursprungs gewesen wären, mit einander verglichen hätten, sondern lediglich auf Grund der Thatsache, dass die Kerngröße von verschiedenen anderen Umständen abhängig und danach äußerst variabel ist.

Ich habe nun diesen Einwänden gegenüber vor Allem geltend zu machen, dass ich bei Feststellung des fraglichen Verhältnisses in so fern den beiden genannten Autoren gegenüber auf einem viel festeren Boden stehe, als ich Larven aus kernlosen Bruchstücken von Echinus microtuberculatus wirklich in größerer Zahl gezüchtet hatte und also vergleichen konnte, wie sich die Größe ihrer Kerne zu der Kerngröße von Larven aus kernhaltigen Fragmenten verhält.

Dass man dabei nicht Larven beliebiger Größe und beliebigen Alters vergleichen darf, diese Forderung schien mir so selbstverständlich, dass ich sie bei jener kurzen ersten Berichterstattung gar nicht erwähnte. Morgan (8) hat nun darauf aufmerksam gemacht, dass Furchungsstadien aus kernhaltigen Eifragmenten kleinere Kerne besitzen als die entsprechenden Stadien aus ganzen Eiern, obgleich beide die gleiche Zahl von väterlichen und mütterlichen Chromosomen besitzen müssen, und er hat darauf hin den Satz formulirt, dass die Größe des Kerns von der Größe der Zelle abhängig sei.

Diese Beobachtungen sind völlig zutreffend und stimmen mit den meinigen durchaus überein. Aber sie schließen nicht, wie Morgan anzunehmen scheint, die Unterscheidbarkeit von Larven aus kernhaltigen und kernlosen Fragmenten aus, sondern sie fordern nur, dass man bei dieser Vergleichung Larven aus gleich großen Bruchstücken verwendet und, was weiterhin selbstverständlich ist, nur solche, die genau das gleiche Entwickelungsstadium repräsentiren.

Meine Vergleichungen erstreckten sich zunächst auf reine Echinus-Larven und zwar, wie erwähnt, auf isolirt aufgezüchtete, einerseits aus kernlosen, andererseits aus kernhaltigen Fragmenten stammende Larven.

Die oben aufgestellten Forderungen sind hier ohne Schwierigkeit zu erfüllen. Denn Larven aus kernhaltigen Fragmenten kann man leicht in so großen Mengen züchten, dass man darunter solche, die mit den spärlichen aus kernlosen Stücken sich entwickelnden in der Größe übereinstimmen, stets finden kann. Auch die Forderung, dass die Larven das gleiche Entwickelungsstadium repräsentiren müssen, bietet hier keine Schwierigkeit. Am sichersten

geht man, wenn man völlig ausgebildete Larven, bei denen nach meinen — auch nach SEELIGER's — Erfahrungen keine Zelltheilungen mehr stattfinden, zu Grunde legt.

Dabei ergab sich nun, dass die aus kernlosen Fragmenten entstandenen Larven stets kleinere Kerne aufweisen, als die aus kernhaltigen hervorgegangenen, dass also die Kerngröße nicht allein von der Zellgröße, sondern auch von der Zahl der Chromosomen abhängig ist.

Wie auffallend die Unterschiede sind, kann aus Fig. 14*a* und *b* ersehen werden, welche von zwei gleich großen, gleich alten Zwerglarven den Scheitel mit einer Anzahl Ektoderm-Kernen darstellen, *a* aus einem kernhaltigen, *b* aus einem kernlosen Fragment.

SEELIGER führt als ein Argument dafür, dass aus der Kerngröße sichere Schlüsse auf die Herkunft einer Larve nicht gezogen werden können, den Umstand an (pag. 213), dass in einem und demselben Gewebe Unterschiede der Kerngröße um mehr als das Doppelte zu konstatiren seien. Dies trifft auch nach meinen Erfahrungen vollkommen zu und lässt sich sowohl in Fig. 14*a* wie 14*b* deutlich erkennen. Besonders bei Larven, deren Zellen sich noch vermehren, sind solche Unterschiede auffallend und hängen offenbar mit der Verschiedenheit des Entwickelungsstadiums, in dem sich die einzelnen Kerne befinden, zusammen. Dieser Umstand bildet jedoch für die Sicherheit der Vergleichung durchaus kein Hindernis. Denn wenn man auch z. B. aus Fig. 14*a* eine Gruppe von Kernen heraussuchen kann, die kleiner sind, als gewisse Kerne der Fig. 14*b*, so lehrt doch die flüchtigste Vergleichung einer größeren Zahl von Kernen, dass die Kerne der Larve 14*a* im Durchschnitt beträchtlich und unverkennbar größer sind als in 14*b*. Diese Unterschiede lassen sich in allen Theilen zwischen den Larven aus kernhaltigen und denen aus kernlosen Fragmenten konstatiren. Besonders deutlich sind sie auch an den Kernen der Wimperschnurzellen. Diese sind so dicht gedrängt, dass bei Larven aus kernhaltigen Eiern die Kerne benachbarter Zellen eine abplattende Wirkung auf einander ausüben und so von der Kugelgestalt mehr oder weniger stark abweichen. Bei Larven aus kernlosen Fragmenten fand ich dieselben stets rund. Auch hier aber ist es nothwendig, dass man sich nicht auf Vergleichung einiger beliebig ausgewählter Kerne beschränkt; mein Verfahren bei der Vergleichung war vielmehr stets dieses, dass ich einen größeren homologen Bereich der beiden Larven möglichst genau mit dem Prisma zeichnete,

worauf dann das Vorhandensein oder Fehlen eines Unterschieds in der Kerngröße sofort hervortrat.

Ich kann demnach die von SEELIGER gemachten Einwände nicht gelten lassen. Dieselben leiden einmal an dem Mangel, dass eine zu kleine Zahl von Kernen aus den verschiedenen Larven zum Vergleich dargeboten wird, so dass von der einen zufällig gerade besonders große, von der anderen besonders kleine genommen sein könnten; überdies ist nicht angegeben, ob die zum Vergleich gestellten Kerne aus genau entsprechender Körperregion stammen. Zweitens stellt SEELIGER die Kerne verschieden großer Larven neben einander (Fig. 35 und 36), was nach den oben gegebenen Erörterungen unstatthaft ist.

Was speciell die SEELIGER'schen Fälle der Fig. 32 und 33 anlangt, so muss ich denselben überhaupt jegliche Beweiskraft absprechen. Es handelt sich um zwei sehr kleine Bastarde, die nach SEELIGER's Angaben aus ganzen Eiern entstanden sind. Obgleich die eine Larve sieben, die andere vierzehn Tage alt ist, sind beide doch kleiner als eine normale Sphaerechinus-Larve von 48 Stunden. Diese Larven können nun für die angeregte Frage gar nicht in Betracht kommen. Erstlich ist ihre Herkunft dunkel. Ich habe bei meinen vielen Bastardzuchten aus ganzen Eiern niemals solche Zwerge erhalten und es kommt mir auch ganz räthselhaft vor, wie aus einem normalen Ei eine Larve entstehen soll, die nach sieben oder vierzehn Tagen kleiner ist, als eine normale Larve vom zweiten Tag, nachdem doch die Larven sonst, je weiter sie in der Entwickelung vorwärts schreiten, um so größer werden. Wenn ich also auch nicht im geringsten bezweifle, dass bei der Zucht, in welcher SEELIGER solche Larven gefunden hat, keine Eifragmente vorhanden waren, so muss ich doch behaupten, dass hier irgend ein abnormer Zustand bestanden hat oder zur Einwirkung kam, sei es, dass vielleicht Zwergeier vorlagen, oder dass auf dem Zweizellenstadium eine Isolirung der beiden Furchungskugeln eintrat, so dass sich aus jeder nun eine ganze Larve entwickelte.

Wie dem aber auch sein mag, die beiden in Rede stehenden Larven können schon desshalb für die Kernvergleichung nicht maßgebend sein, weil sie die Bedingung nicht erfüllen, dass man nur gleich große Larven von genau gleichem Entwickelungsstadium vergleichen darf. Denn die Larve der Fig. 33, ohnehin schon größer als die der Fig. 32, befindet sich offenbar auf einem früheren Stadium als diese, und würde, wenn sie das gleiche Stadium erreicht

haben würde, derselben an Größe nicht unbeträchtlich überlegen sein. Dass sie also größere Kerne besitzt, ist nicht anders zu erwarten. Endlich ist auch hier nicht gesagt, ob Kerne aus entsprechenden Körperstellen genommen sind.

Es scheint mir demnach, dass weder MORGAN's noch SEELIGER's Einwendungen meine Angaben zu erschüttern vermögen.

Nachdem ich für Echinus microtuberculatus festgestellt hatte, dass die Larven aus kernlosen Eifragmenten ceteris paribus kleinere Kerne besitzen, als die aus kernhaltigen, schien es mir statthaft zu sein, auch für Bastardlarven das Gleiche vorauszusetzen und bei diesen nun umgekehrt aus der Größe der Kerne auf die Herkunft der Larven zu schließen. Es handelte sich also darum, zu ermitteln, ob zwischen den Bastardlarven von Bastardtypus und jenen von reinem Echinus-Typus, wie sie in Fig. 10 und 11 abgebildet sind, ein solcher Unterschied nachweisbar ist, der Art, dass den letzteren Larven stets kleinere Kerne zukommen. Die Vergleichung ergab, dass dies in der That der Fall ist. Er erheben sich hier allerdings in so fern einige Schwierigkeiten, als die Bestimmung gleicher Größe und gleichen Entwickelungsstadiums bei Larven, die verschiedenen Typen angehören, nicht vollkommen sicher ist. Und so können die Resultate nicht auf so strenge Genauigkeit Anspruch machen, als die für reine Echinus-Larven gewonnenen. Auch verfüge ich hier nach dem oben Berichteten nur über eine nicht sehr große Zahl von Fällen. Immerhin glaube ich mit genügender Kritik verfahren zu sein, um das Resultat, dass die Kerne der Bastardlarven mit Bastardtypus deutlich größer sind als die Kerne gleichstehender Larven mit Echinus-Typus, auch jetzt noch für sicher halten zu dürfen, und damit für erwiesen, dass die Bastardlarven, die die reine väterliche Form darbieten, aus kernlosen Fragmenten stammen müssen.

7. Vergleichung der Resultate mit denen Seeliger's.

Von den Versuchen, die ich in Vorstehendem geschildert habe, hat SEELIGER zwei wiederholt. Er hat Bastarde zwischen Echinus ♂ und Sphaerechinus ♀ einerseits aus ganzen, andererseits aus zerschüttelten Eiern aufgezüchtet. Seine Ergebnisse weichen in zwei Punkten von den meinigen ab. Den ersten, weniger wichtigen, habe ich oben schon kurz namhaft gemacht; SEELIGER erhielt nämlich bei seinen Bastardzuchten aus g a n z e n E i e r n neben normal großen

Larven auch Zwerglarven bis herab zu solchen, die ganz beträchtlich kleiner sind, als die reinen Echinus- oder Sphaerechinus-Larven des gleichen Alters. Zum Theil beruht die verschiedene Größe wohl auf verschieden weiter Entwickelung; die größeren Unterschiede aber, wie z. B. zwischen der Larve der Fig. 16 einerseits und jenen der Fig. 32 und 33 andererseits müssen einen anderen Grund haben. Mir sind unter meinen zahlreichen Bastardzuchten mit ganzen Eiern solche Größenunterschiede niemals begegnet; die Larven von gleichem Entwickelungsstadium zeigen stets auch die gleiche Größe. Ich folgere daraus, dass bei SEELIGER's Bastardzuchten aus ganzen Eiern abnorme Zustände irgend welcher Art wirksam gewesen sein müssen, und ganz allgemein, dass meine Versuche unter normaleren Bedingungen zu Stande kamen als die seinigen.

Viel wichtiger ist der zweite Unterschied zwischen unseren Befunden und dieser macht überhaupt das wesentliche Ergebnis von SEELIGER's Versuchen aus: während ich an den Bastarden aus ganzen Eiern stets eine unverkennbare Zwischenform zwischen den elterlichen Larven und nur an einem kleinen Theil der Zwerglarven[1]) den rein väterlichen Typus gefunden hatte, ergaben die Versuche SEELIGER's, dass schon die aus ganzen Eiern entstehenden Bastardlarven »zum Theil ganz den väterlichen oder mütterlichen Larven ähnlich sind, zum Theil alle möglichen Übergangsglieder zwischen jenen Extremen und also auch ‚reine Mittelformen' darstellen können« (pag. 217). Seine Abbildungen rechtfertigen diesen Satz wenigstens nach der Seite vollkommen, dass in der That einige der von ihm wiedergegebenen Bastardlarven keinen irgend verwerthbaren Unterschied gegenüber seinen Echinus-Larven darbieten. Dagegen tritt die echte Sphaerechinus-Form in voller Reinheit an seinen Bastardlarven niemals auf; denn auch die Larven der Fig. 32 und 33 lassen die für die reine Sphaerechinus-Form so charakteristischen Querbrücken zwischen den Analstäben vermissen, und dokumentiren sich dadurch als Bastarde. Doch ist dieser Punkt nebensächlich; die Hauptsache ist, dass SEELIGER an echten Bastarden aus kernhaltigen Eiern die reine Echinus-Form konstatiren konnte. Denn der Schluss,

[1]) SEELIGER schreibt auf pag. 214, dass in meinen Zuchten aus geschüttelten Eiern alle Zwerglarven den reinen Echinus-Typus zur Schau getragen hätten. Ich kann nicht annehmen, dass er meine Mittheilung so sehr missverstanden hat, und betrachte diesen Passus als einen Lapsus calami, den ich nur berichtigen möchte, damit nicht etwa ein Leser der SEELIGER'schen Arbeit dadurch zu einer irrigen Auffassung verleitet werde.

den ich aus meinen Ergebnissen gezogen hatte, scheint damit hinfällig zu sein.

Worauf nun dieser für die Entscheidung der ganzen Frage fundamentale Gegensatz unserer Resultate beruht, darüber wird eine sichere Entscheidung weiteren Untersuchungen vorzubehalten sein. Man wird sagen: wenn die Bastardlarve in Triest den reinen väterlichen Typus darbieten kann, so werde das wohl auch in Neapel so sein, und meine Angabe, dass ich an Bastardlarven aus ganzen Eiern ausnahmslos eine typische Mittelform gefunden habe, müsse Zufall sein.

Dagegen habe ich nun hervorzuheben, dass ich, wie ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung erwähnt habe, gewiss mehr als ein Tausend echter Bastardlarven sorgfältig geprüft habe, und dass also mein Ergebnis nicht etwa leichthin auf eine oberflächliche Untersuchung gegründet ist. Wie sehr ich die ausschlaggebende Wichtigkeit dieses Punktes für meine Schlussfolgerung empfand, dafür darf ich vielleicht noch anführen, dass ich, als ich im Frühjahr 1889 in München an das Niederschreiben meines Aufsatzes ging, trotz meiner zahlreichen Erfahrungen doch nochmals wünschte, das Ergebnis über die Mittelstellung des echten Bastards durch neue Zuchten abermals zu befestigen. Ich bat Herrn Dr. C. de Bruyne aus Gent, mit dem ich mich in Neapel befreundet hatte und der sich für meine Arbeit lebhaft interessirte, nochmals Bastardirungen zwischen Echinus ♂ und Sphaerechinus ♀ auszuführen und mir die Larven zu übersenden. Ich spreche Herrn Dr. de Bruyne für die Freundlichkeit, mit der er diesen Wunsch in reichstem Maße erfüllte, nunmehr diesen verspäteten öffentlichen Dank aus. Die zahlreichen Larven, die er mir schickte, erkannte ich schon mit der Lupe als typische Bastardformen und die mikroskopische Untersuchung ergab, dass wieder keine einzige darunter war, der die oben beschriebenen Merkmale des echten Bastards gefehlt hätten.

Es scheint mir nun, als ob es nicht unmöglich sei, diese Verschiedenheit zwischen meinen und Seeliger's Ergebnissen in ungezwungener Weise zu erklären, dadurch nämlich, dass die Originalformen, aus deren Geschlechtsprodukten wir unsere Bastarde aufzogen, in Triest wesentlich andere Charaktere besitzen als in Neapel.

Ich will diese Verhältnisse, auf die ich das größte Gewicht lege, etwas eingehender erörtern. Die Unterschiede, die zwischen meinen Echinus-Larven und denen Seeliger's bestehen und die noch

beträchtlicheren Differenzen zwischen meinen Sphaerechinus-Larven und den seinigen habe ich oben ausführlich dargestellt. Dieselben bewegen sich sämmtlich in der Richtung, dass der Unterschied zwischen den beiden Larvenarten in Neapel außerordentlich viel größer ist als in Triest.

Dies muss sich natürlich auch in den Gestaltungsverhältnissen der Bastardlarve geltend machen. Wenn man nachsieht, welche Kriterien SEELIGER zur Unterscheidung seiner Larven zur Verfügung hat, so sind es drei: 1) eine gewisse Verschiedenheit in der Körperform, 2) der einfache oder dreistäbig gegitterte Analstab, 3) das Vorhandensein oder Fehlen des Scheitelastes am Oralstab.

Die Kombination dieser drei Punkte muss bei seinen Versuchen den Bastard charakterisiren.

Fasst man zuerst die Körperform der SEELIGER'schen Bastardlarven ins Auge, so dürfte nicht zu leugnen sein, dass alle von ihm abgebildeten Bastarde eine gewisse Mittelstellung zwischen der väterlichen und mütterlichen Form einnehmen, sehr deutlich die Larven der Fig. 16, 28, 29, 30, 32, 33, 35, 36, am wenigsten die der Fig. 34. Aber selbst von dieser Larve lässt sich behaupten, dass sie zwischen dem Bild der Fig. 25 von Sphaerechinus und dem der Fig. 27 von Echinus ziemlich in der Mitte steht. Und so muss ich sagen: in der Körperform entsprechen SEELIGER's Abbildungen meiner Behauptung; nur sind eben die Unterschiede zwischen seinen Originallarven zu gering, als dass mit diesem Merkmal viel anzufangen wäre.

Das zweite Hauptunterscheidungsmerkmal, Vorhandensein oder Fehlen des Scheitelastes am Oralstab, bewirkt bei den Bastarden dadurch eine gewisse Mittelstellung, dass es bei einem Theil der Larven vorhanden ist, bei einem anderen Theil fehlt. Fehlt es, so gleicht die Larve in diesem Punkt der väterlichen Form, und es folgt daraus, dass, bei der Natur des Versuches, diesem Merkmal für die Charakterisirung des Bastards nur eine Bedeutung zuzuerkennen ist, wenn dasselbe vorhanden ist.

So bleibt noch als eigentlich einziges Merkmal für die Charakterisirung der SEELIGER'schen Bastardlarve das Verhalten der Analstäbe übrig. SEELIGER's Echinus-Larve besitzt einen, seine Sphaerechinus-Larve drei Analstäbe. Das Mittel sind zwei Stäbe. Solche Fälle scheinen ja in der That bei SEELIGER, wenn auch in mannigfachen Schwankungen die häufigsten zu sein; seine Fig. 13, 18, 19, 20, 21, 23, 31, 35 entsprechen diesem Zustand. Andere

Figuren zeigen stärkere Neigung zum väterlichen Verhalten (Fig. 17, 22, 16, 34, 36), andere mehr zum mütterlichen (Fig. 32, 33); ja die Variationsbreite ist so beträchtlich, dass in manchen Fällen (Fig. 28 und 30) nur ein Stab gebildet wird. Fehlt in diesem Fall der Scheitelast am Oralstab, so existirt für SEELIGER kein Moment mehr, das zur Charakterisirung des Bastards dienen könnte.

Ganz anders verhält es sich bei meinen Larven. Erstlich ist schon der Gegensatz in der Gestalt meiner Originallarven, wie er aus Vergleichung von Fig. 3 mit Fig. 12 ersichtlich ist, ein ganz außerordentlich viel größerer und dadurch eben die Möglichkeit zur Ausprägung einer Mittelform, die sich von beiden elterlichen Larven scharf unterscheiden lässt, ebenso bedeutend größer. Wichtige und scharfe Unterschiede bestehen sodann in der Tiefe der Bucht zwischen Oral- und Anallappen und vor Allem darin, dass der bei Echinus vorhandene tiefe Ausschnitt im Orallappen meinen Sphaerechinus-Larven völlig fehlt. So erklärt es sich, dass meine echten Bastarde, obgleich ja auch sie innerhalb gewisser Grenzen variiren, in ihrer äußeren Gestalt stets als unverkennbare Mittelformen erscheinen.

Ebenso günstig liegen die Verhältnisse beim Skelet meiner Larven. Während bei SEELIGER's Originallarven der Gegensatz in der Ausbildung der Analstäbe darin besteht, dass bei Echinus einer, bei Sphaerechinus drei entwickelt sind, besitzt meine Sphaerechinus-Larve als Typus vier, ja als Ausnahme sogar fünf Stäbe. Es ist also klar, dass in meiner Bastardlarve eine viel stärkere Tendenz zur Mehrstabbildung herrschen muss, als in derjenigen SEELIGER's, und so ist es wohl erklärlich, dass in meinen Bastardlarven aus ganzen Eiern auch bei weitester Annäherung an den Vater stets mindestens ein deutliches Rudiment eines zweiten Stabes zur Entfaltung gelangt.

Dazu kommt aber nun endlich noch ein Kriterium, das bei SEELIGER gar keine Rolle spielt, das ist die Endigungsweise der Scheitelstäbe. Hiervon spricht SEELIGER überhaupt nicht und es scheint, dass an seinen Larven in diesem Punkt keine typischen Unterschiede erkennbar sind. Bei den Neapler Larven sind solche in schärfster und konstantester Weise ausgeprägt. Echinus hat die charakteristische unverästelte Keule, Sphaerechinus als Typus das dreiästige Geweih. Aus diesem scharfen Gegensatz konstruirt sich beim Bastard eine äußerst charakteristische Kombination, die ihm auch in diesem Punkt einen besonderen Typus verleiht.

Ich kann sonach SEELIGER's Haupteinwand, dass die echte Bastardlarve sich unter Umständen nicht von der väterlichen Larve unterscheiden lasse, für meine Neapler Zuchten nicht gelten lassen, und beanspruche, dass Nachprüfungen meiner Versuche an Seeigeln angestellt werden, deren Larven sich mindestens ebenso scharf von einander unterscheiden, als die von mir verwendeten.

Nachdem ich die übrigen Bedenken SEELIGER's, sowie diejenigen MORGAN's oben bereits genügend entkräftet zu haben glaube, muss ich meine frühere Schlussfolgerung, dass sich aus Eiern ohne Eikern Larven entwickeln, die keine mütterlichen Eigenschaften zur Schau tragen, einstweilen aufrecht erhalten.

Mit besonderem Nachdruck aber möchte ich hier nochmals der sowohl aus MORGAN's wie SEELIGER's Erörterungen durchblickenden Meinung entgegentreten, als könne die aufgeworfene Vererbungsfrage auf dem von mir eingeschlagenen Weg überhaupt nicht entschieden werden. Denn es ist, damit diese Möglichkeit besteht, nichts Anderes nöthig, als dass kernlose Eibruchstücke einer Seeigel-Art bei Befruchtung mit Samen einer in der Larvenform hinlänglich abweichenden Art sich zu wohlgebildeten Larven entwickeln. SEELIGER erklärt es auf pag. 215 für im allerhöchsten Maße unwahrscheinlich, dass die Bastardirung kernloser Eifragmente möglich sei. Woraus er aber diese Unwahrscheinlichkeit erschließt, vermag ich aus seiner Abhandlung nicht zu ersehen. Denn, wie mir scheint, kommen für die Entscheidung dieser Frage ausschließlich die von mir nachgewiesenen Thatsachen in Betracht, dass

1) Eibruchstücke überhaupt Larven geben, 2) Bruchstücke von Sphaerechinus-Eiern mit Echinus-Samen sich normal entwickeln und 3) kernlose Eibruchstücke von Echinus bei Befruchtung mit Samen der gleichen Art zu normalen Larven werden.

Diese Thatsachen gestatten meines Erachtens von vorn herein und ganz ohne Rücksicht auf meine Bastardirungsresultate nur den Schluss, dass das Gelingen einer Bastardirung kernloser Eifragmente von Sphaerechinus mit Sperma von Echinus im allerhöchsten Maße wahrscheinlich ist.

Und darauf hin dürfte es sich wohl verlohnen, erneute Mühe auf die Erzeugung von Bastarden aus isolirten kernlosen Fragmenten zu verwenden. Gelingt es solche zu erzielen, so muss ihre Gestaltung die Frage nach der Lokalisirung der erblichen Eigenschaften direkt entscheiden. Können diese Larven die Merkmale des echten Bastards besitzen, so hat das Ei durch die Entfernung

des Kerns die Fähigkeit, mütterliche Eigenschaften zu übertragen, nicht verloren. Treten die fraglichen Larven nur in der rein väterlichen Form auf, so wird noch Folgendes zu beachten sein. Bestätigt sich meine Erfahrung, dass bei Verwendung genügend unterschiedener Originallarven, wie sie mir in Neapel zur Verfügung standen, der echte Bastard ausnahmslos eine unverkennbare Mittelform darbietet, so wird schon eine einzige solche Larve mit rein väterlichem Typus als beweisend dafür gelten können, dass mit dem Eikern die Vererbungstendenzen der Mutter beseitigt sind. Kann dagegen auch der echte Bastard unter Umständen dem väterlichen Typus folgen, so wird erst eine große Zahl von Fällen zu jenem Schluss berechtigen.

An einer definitiven Lösbarkeit des Problems kann also meiner Meinung nach kein Zweifel bestehen; im Übrigen scheint mir dasselbe wichtig genug zu sein, um zahlreiche und ausdauernde Arbeitskräfte auf sich zu richten. Und so möge diese ausführliche Darstellung meiner Versuche, wenn sie auch an Thatsachen gegenüber meiner vorläufigen Mittheilung nichts Neues zu bieten vermag, als eine Anregung zu weiteren Untersuchungen auf diesem Gebiet betrachtet werden.

Nachtrag.

Nach Abschluss des Manuskriptes erhalte ich Kenntnis von einer neuen, soeben im Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. II, Heft 2, erschienenen Abhandlung von T. H. Morgan (8a) und kann dieselbe hier noch nachträglich berücksichtigen. Wie nahe diese Mittheilung Morgan's meinen Gegenstand berührt, geht schon aus ihrem Titel hervor: »The Fertilization of non-nucleated Fragments of Echinoderm-Eggs.« Wenn ich aber erwartet hatte, hier nun eine Nachprüfung meiner Resultate über die gleiche Frage zu finden, so wurde ich enttäuscht. Morgan wiederholt in seinem Aufsatz die früher schon (8) von ihm ausgesprochene, oben erwähnte Meinung, dass ich die Entwickelungsfähigkeit befruchteter kernloser Eifragmente nicht direkt nachgewiesen hätte; er glaubt noch immer, dass ich dieselbe nur aus der Gestalt gewisser aus Fragmenten entstandener Bastardlarven, bezw. aus der Größe der Kerne dieser Larven erschlossen hätte. Wenn Morgan sich die Mühe hätte nehmen mögen, meinen Aufsatz mit Überlegung zu lesen, so hätte er sich eines Anderen belehren können. Denn es ist auf pag. 75

deutlich zu lesen, dass ich die Entdeckung von O. und R. Hertwig über die Befruchtung kernloser Eifragmente vervollständigen konnte, in der Weise, dass ich befruchtete kernlose, d. h. im Leben als kernlos erkannte Fragmente isolirt aufzüchtete und normal gebildete Zwerglarven daraus hervorgehen sah. Ich habe darauf hingewiesen, dass dies unter einer Reihe von Cautelen geschah, die vor Allem vollkommene Sicherheit gewährleisten sollten, dass ich wirklich mit kernlosen Stücken operirte; und weiterhin machte ich darauf aufmerksam, dass monosperme Befruchtung für das Gelingen nothwendig sei. Aus dem Zusammenhang ergiebt sich ohne Weiteres, dass es sich bei diesen Versuchen um Befruchtung mit Sperma der gleichen Art handelt; denn von Bastardirung ist noch gar keine Rede. Überdies ist dies auf pag. 79 noch ganz besonders hervorgehoben. Nachdem ich hier berichtet habe, dass es mir nicht gelungen sei, isolirte kernlose Sphaerechinus-Eifragmente bei Besamung mit Echinus-Sperma zur Entwickelung zu bringen, heißt es, dass ich die Entwickelungsfähigkeit kernloser Eifragmente »durch die Versuche mit Ei und Sperma der gleichen Art« bewiesen hätte.

Wenn also Morgan meine Methode als unzureichend hinstellt, so muss ich konstatiren, dass er dieselbe gar nicht kennt; und wenn er sagt, es schiene ihm am besten, die Entwickelungsfähigkeit kernloser Fragmente bei Befruchtung mit Samen der gleichen Art zu prüfen, so spricht er damit eine Überzeugung aus, nach der ich schon vor sechs Jahren gehandelt habe.

Seine Methode aber, um über die Frage nach der Entwickelungsfähigkeit kernloser Fragmente Sicherheit zu gewinnen, ist eine ganz andere als die von mir befolgte. Während ich die Kernlosigkeit des Fragments im Leben feststellte und also für das einzelne Objekt von Anfang an wusste, dass es aus einem kernlosen Bruchstück stammte, vermag Morgan nach seiner Methode erst für das abgetödtete Objekt zu bestimmen, ob es aus einem kernhaltigen oder aus einem kernlosen Fragment hervorgegangen ist. Er setzt zu unausgesuchtem Schüttelmaterial, das neben einander ganze Eier, kernhaltige und kernlose Bruchstücke enthält, Sperma, tödtet die sich entwickelnden Embryonen von Stadium zu Stadium ab und zählt, so weit dies möglich ist, die Chromosomen, was natürlich nur angeht, wenn sich die Zellen gerade in Theilung befinden. Findet er in den karyokinetischen Figuren eines Embryo nur halb so viel Chromosomen als normal, so leitet er denselben aus einem kernlosen Eifragment ab. Dieses Verfahren ist ganz korrekt, nur führt es

nicht weit. Denn schon auf frühen Furchungsstadien werden die Theilungsfiguren so undeutlich, dass man die Chromosomen nicht mehr zählen kann. Und so vermochte denn MORGAN die Entwickelung kernloser Fragmente nicht weiter als bis zum Stadium von 16 Zellen zu verfolgen. Ob sie sich noch weiter entwickeln, hält er für eine offene Frage; ich dagegen muss diese Frage auf Grund meiner Versuche für definitiv nach der positiven Seite gelöst erklären und somit alle Folgerungen, die MORGAN aus seinen Resultaten gegen meinen Hauptversuch zieht, zurückweisen[1]).

Als ein weiteres Resultat seiner Untersuchungen führt MORGAN an, dass die Spermatozoen von Echinus in kernlose Eifragmente von Sphaerechinus ebenso schwer eindringen wie in kernhaltige Fragmente oder ganze Eier desselben (pag. 280). Da auch dieses Ergebnis so hingestellt ist, als spreche es gegen meine Angaben, so konstatire ich, dass ich nie etwas Anderes behauptet habe. Eher möchte ich sogar glauben, dass die Echinus-Spermatozoen in kernlose Fragmente von Sphaerechinus-Eiern schwerer eindringen. Dies ist ja gerade das Moment, dem ich es zugeschrieben habe, dass mir die Aufzucht isolirter kernloser Sphaerechinus-Fragmente bei Befruchtung mit Echinus-Samen nie gelungen ist. Genaueres hierüber habe ich oben aus einander gesetzt. Man wird finden, dass meine Resultate, besonders die äußerst geringe Zahl von Zwerglarven mit Echinus-Typus, die ich in meinen Zuchten getroffen habe, mit den Erfahrungen MORGAN's aufs beste harmoniren.

Schließlich bestätigt der amerikanische Forscher die Angabe SEELIGER's, dass die echten Bastardlarven zwischen Sphaerechinus ♀ und Echinus ♂ sehr stark variiren und dass sich darunter viele finden mit reinem Echinus-Typus. Ich lasse mich in diesem Punkt gern korrigiren; denn hier handelt es sich um Dinge, die einmal so und einmal so sein können, und es ist möglich, dass mir der Zufall gerade Seeigel-Individuen in die Hände gespielt hat, deren Kreuzung zur Entstehung scharf ausgeprägter Mittelformen führte, während thatsächlich auch andere Larven und sogar solche entstehen können, die von der reinen Echinus-Larve nicht zu unterscheiden sind. Wie diese Thatsache das Experiment zu modificiren hätte, habe ich oben aus einander gesetzt. Vorläufig kann ich dieselbe freilich durchaus

---

[1]) Da MORGAN angiebt, dass in größere kernlose Fragmente fast stets mehrere Spermatozoen eindringen, so möchte ich für Nachuntersuchungen bemerken, dass man diesem Übelstand dadurch sehr wirksam entgegentreten kann, dass man nur ganz wenige Spermatozoen zusetzt.

nicht als erwiesen und also meine Resultate noch nicht als umgestoßen ansehen.

Morgan verweist den Leser, um ihn über die Bildung der Echinus- und Sphaerechinus-Larve zu unterrichten, auf die Abbildungen Seeliger's. Nun habe ich oben ausführlich erörtert und durch zahlreiche Abbildungen belegt, wie verschieden die von mir in Neapel gewonnenen Larven von denjenigen Seeliger's sind, und ich glaube plausibel gemacht zu haben, wie das Auftreten scheinbar rein väterlicher Formen unter Seeliger's Bastarden sich daraus erklären lässt, dass die Unterschiede zwischen den von ihm verwendeten Originalformen nicht sehr groß und jedenfalls viel geringer sind, als an meinen Larven.

Wenn nun Morgan zur Illustration der Neapler Echinus- und Sphaerechinus-Larven auf Seeliger's Abbildungen verweist, so folgt daraus entweder, dass seine in Neapel erzeugten Larven wirklich mit denen Seeliger's aus Triest übereinstimmen und also von den meinigen vor sechs Jahren gewonnenen ganz erheblich abweichen. Morgan hat dann, genau genommen, so wenig wie Seeliger, die gleichen Objekte vor sich gehabt, mit denen ich experimentirte; und es gilt dann für seine Resultate genau das, was ich oben über diejenigen Seeliger's gesagt habe.

Sind aber die Seeigel-Larven in Neapel heute noch ebenso beschaffen wie vor sechs Jahren, so beweist Morgan durch jene Verweisung auf Seeliger's Figuren, dass er sein Material mit Rücksicht auf die Schlüsse, die er daraus ziehen will, doch allzu wenig genau untersucht hat, und ich kann dann auch seinen Angaben über die Bastardlarven kein großes Gewicht beimessen. Die Zeichnungen, die er von seinen Bastardlarven veröffentlicht, sind jedenfalls nicht dazu angethan, seine Analyse der Skelette als besonders sorgfältig erscheinen zu lassen. Ganz abgesehen davon, dass Morgan die so überaus scharfen, förmlich ausgemeißelten Skeletformen, die die Seeigel-Larven darbieten, so zeichnet, als wären sie aus einer weichen Masse gebildet, was besonders bei den Enden der Scheitelstäbe gar kein Urtheil gestattet, wie diese wohl beschaffen sein mögen, sind drei von den vier Zeichnungen positiv fehlerhaft, indem Morgan die vier Elemente, aus denen sich jede Skelethälfte zusammensetzt, in einem Punkt zusammenlaufen lässt, was niemals der Fall ist.

Wende ich mich noch speciell zu einer Analyse von Morgan's Fig. 11, welche eine Bastardlarve mit reinem Echinus-Typus darstellen soll, so zeigt deren Skelet in der beträchtlichen Entfernung

der Scheitelstabenden ein deutliches Bastardmerkmal. Die Enden der Scheitelstäbe selbst sind zu verschwommen gezeichnet, um über das nach meinen Erfahrungen wichtigste Bastardmerkmal ein Urtheil zu gestatten. Doch macht die Zeichnung den Eindruck, als wäre der eine Stab, ähnlich wie etwa in meiner Bastardlarve Fig. 9, in einen vorderen und hinteren Ast gegabelt, so dass auch in dieser Hinsicht der Bastardtypus ausgeprägt wäre. Endlich zeigt die Larve in ihrer Gestalt, wie MORGAN selbst andeutet, die schönste Mittelstellung zwischen den beiden Originalformen, und so hat sie vermuthlich Merkmale genug, um sich von einer echten Echinus-Form in vollkommen genügender Weise zu unterscheiden. Mehr aber ist nicht nöthig. Es ist keineswegs erforderlich, dass gerade das eine von MORGAN allein berücksichtigte Merkmal, das der Analstäbe, überall die Mittelform darbietet. Wenn nur jede aus einem kernhaltigen Ei entstandene Bastardlarve überhaupt eine Anzahl unzweifelhafter Bastardmerkmale besitzt, so bleiben die Schlussfolgerungen, die ich auf Grund meiner übrigen Resultate an das Auftreten der reinen Echinus-Form bei einem geringen Procentsatz von Zwergbastarden geknüpft habe, gültig.

Damit dürften sich alle Einwendungen MORGAN's als hinfällig erwiesen haben.

Würzburg, 31. Juli 1895.

Litteraturverzeichnis.

1) TH. BOVERI, Über den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. II. 1887.

2) TH. BOVERI, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. l. c. Bd. V. 1889.

3) TH. BOVERI, Artikel »Befruchtung« in: Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. I. 1892.

4) TH. BOVERI, Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies etc. Verhandl. d. Physikal.-medicin. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. XXIX. Bd. 1895.

5) H. DRIESCH, Neuere Beiträge zur exakten Formenkunde in englischer Sprache. I. Kritisches Referat. Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. I. Heft 3. 1895.

6) O. und R. HERTWIG, Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena, 1885.

7) O. und R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jena, 1887.
8) T. H. MORGAN, Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. 1894.
8a) T. H. MORGAN, The Fertilization of non-nucleated Fragments of Echinoderm-Eggs. Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. II. Heft 2. 1895.
9) O. SEELIGER, Giebt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. I. Heft 2. 1894.
10) E. B. WILSON and A. P. MATTHEWS, Maturation, Fertilization, and Polarity in the Echinoderm-Egg. Journal of Morphology. Vol. X. No. 1. 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 14*a* und *b*, sind bei 310facher Vergrößerung gezeichnet.

Buchstabenbezeichnung:

x gemeinsamer Centralbereich der linken oder rechten Skelethälfte.
s Scheitelstab.
a Analstab oder Analstäbe.
o Oralstab.
sa Scheitelast des Oralstabes.
m Mittelstab.

Tafel XXIV.

Fig. 1—4. Larven von Sphaerechinus granularis.
Fig. 1 und 2, nicht völlig ausgewachsen[1].
Fig. 3 und 4, vollständig ausgewachsen.

Fig. 5—9. Bastardlarven aus Sphaerechinus-Eiern bei Befruchtung mit Echinus-Samen.
Fig. 5 und 6. Zwei Ansichten einer nicht ganz ausgewachsenen Larve.
Fig. 9. Etwas ältere Larve im Profil.
Fig. 7. Ausgewachsene Larve in analer Ansicht.
Fig. 8. Eine andere ausgewachsene Larve, halb seitlich.

Fig. 10. Ausgewachsene Zwerglarve mit reinem Echinus-Typus aus einem Eifragment von Sphaerechinus bei Befruchtung mit Echinus-Samen.

Fig. 11*a* und *b*. Zwei Ansichten einer jüngeren Zwerglarve mit reinem Echinus-Typus aus einem Eifragment von Sphaerechinus bei Befruchtung mit Echinus-Samen.

Fig. 12 und 13. Ausgewachsene Larven von Echinus microtuberculatus.

---

[1] Die Bezeichnung »ausgewachsen« bedeutet den Zustand, den die Larve im Zuchtgefäß erreichen kann.

Fig. 14*a*. Scheitel mit Ektodermkernen von einer Zwerglarve aus einem kernhaltigen Echinus-Eifragment bei Befruchtung mit Echinus-Samen.

Fig. 14*b*. Dessgl. von einer ebenso alten gleich großen Zwerglarve aus einem kernlosen Fragment.

Tafel XXV.

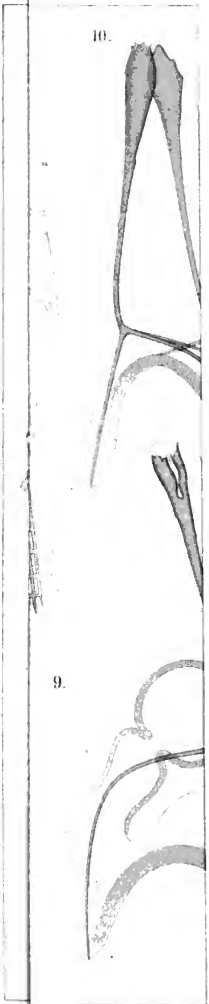
Fig. 15—22. Scheitelskelet verschieden alter Sphaerechinus-Larven, um die Endigungsweise der Scheitelstäbe zu demonstriren.

Fig. 23—27. Skelet des Analarmes von verschiedenen Sphaerechinus-Larven, um die Variabilität der Analstäbe zu zeigen.

Fig. 28—35. Larven von Echinus microtuberculatus aus geschüttelten Eiern und Eifragmenten, um den deformirenden Einfluss des Schüttelns und Fragmentirens zu zeigen.

Fig. 36—42. Zwerglarven und Skelette von solchen aus Eifragmenten von Sphaerechinus bei Befruchtung mit Echinus-Samen. Alle zeigen mehr oder minder ausgesprochen den Bastardtypus.

. 7



Taf. XXV.

